فسيولوچيا النبات

تأليف

دكتور حسين سعيد
دبلوم الكلية الامبراطورية (لندن)
دكتوراه فى الفلسفة (كمبردج)
دكتوراه فى العلوم (القاهرة)
أستاذ الفسيولوجيا ورئيس قسم النبات
كلية العلوم — جامعة القاهرة

دكتور اسماعيل ندا
بكالوريوس فى الزراعة (القاهرة)
ماجستير فى الزراعة (القاهرة)
دكتوراه فى الفلسفة (القاهرة)
أستاذ مساعد . قسم النبات الزراعى
كلية الزراعة — جامعة عين شمس

الناشر
مكتبة الأنجلو المصرية
١٦٥ شارع محمد فريد بالقاهرة

المطبعة التجارية الحديثة
٣٠ شارع الشيخ قمر بالسكاكينى ، بمصر

فسيولوجيا النبات

تأليف

دكتور حسين سعيد

دبلوم الكلية الامبراطورية (لندن)

دكتوراه فى الفلسفة (كمبردج)

دكتوراه فى العلوم (القاهرة)

أستاذ الفسيولوجيا ورئيس قسم النبات

كلية العلوم جامعة القاهرة

دكتور اسماعيل ندا

بكالوريوس فى الزراعة (القاهرة)

ماجستير فى الزراعة (القاهرة)

دكتوراه فى الفلسفة (القاهرة)

أستاذ مساعد . قسم النبات الزراعى

كلية الزراعة — جامعة عين شمس

الناشر

مكتبة الأنجلو المصرية

١٦٥ شارع محمد فريد بالقاهرة

المطبعة التجارية الحديثة

مقدمة الطبعة الثانية

بسم الله الرحمن الرحيم

وبعد ، فهذه هى الطبعة الثانية من كتاب فسيولوجيا النبات نقدمها لطلاب العلم بعد أن أدخلنا على الطبعة الأولى كثيراً من التعديلات والنظريات الحديثة التى ظهرت حتى الآن . والله نسأل أن يحقق الغاية التى وضع من أجلها .

ديسمبر سنة ١٩٥٥ — المؤلفان

مقدمة الطبعة الأولى

علم فسيولوجيا النبات — أو وظائف أعضاء النبات — هو العلم الذى يفسر لنا ظواهر الحياة فى النباتات على ضوء ما عرفناه من علوم الكيمياء والطبيعة . وتقتضى دراسة هذا العلم الإلمام التام بتشريح النباتات .

ولهذا العلم ارتباط كبير بجميع فروع علم النبات . فمثلا « علم البيئة » الذى يرمى إلى دراسة علاقة النبات بالبيئة التى ينمو فيها ، ما هو فى الواقع إلا دراسة لفسيولوجيا النبات .

ولدراسة هذا العلم أهمية خاصة للمشتغلين بعلم أمراض النباتات حيث يفيد كثيراً فى معرفة العلاقة الفسيولوجية بين العائل والطفيل .

وتزداد أهمية هذا العلم للمشتغلين بعلوم الزراعة — كزراعة الغابات وصناعة وحفظ المواد الغذائية وكثير من الصناعات التى تعتمد على منتجات المزرعة كصناعة القطن والكتان والمطاط والشاى والسكر .

والله نسأل أن يفيد بهذا الكتاب المشتغلين بالعلوم الزراعية والعلوم البحتة .

أكتوبر سنة ١٩٥٣ — المؤلفان

المحتـــويات

صفحة

الباب الأول

الخلية النباتية

The Plant Cell

يتركب جسم النبات من وحدات صغيرة متراصة تعرف الواحدة منها بالخلية . وتمتاز الخلية النباتية بأنها مضلعة وأن لها جداراً غير حي يحدها من الخارج وهى فى ذلك تخالف الخلية الحيوانية .

والخلية النباتية فى الغالب صغيرة ميكروسكوبية ويستعمل فى قياسها الميكرون (وهو $\frac{1}{1000}$ من المليمتر) الا أن هناك بعض الخلايا النباتية تكون من الكبر بحيث يمكن رؤيتها بالعين المجردة مثل خلايا طحلب النيتلا *Nitella* اذ يبلغ طول خليته بضع سنتيمترات .

ويوجد داخل جدار الخلية مادة شفافة نوعا لزجة تعرف بالبروتوبلازم تملأ فراغ الخلية فى طورها الأول (الطور المرستيمى) هذا البروتوبلازم يتركب من غشاء بلازمى حى وسيتوبلازم يملأ أكبر جزء من الخلية وهو سائل غروى لزج وله جميع خواص الغرويات السائلة المحبة للمذيب . ويحتوى السيتوبلازم على أجسام معتمة أهمها النواة والبلاستيدات . كما أنه يوجد بالسيتوبلازم بعض المواد الغذائية كحبيبات النشاء وبعض البلورات المعدنية والمواد البروتينية ونقط دهنية . ويفرز السيتوبلازم مركبات خاصة تعرف بالأنزيمات Enzymes وتقوم بدور العامل المساعد فى التفاعلات الكيماوية المختلفة التى تحدث داخل الخلية .

والنواة جسم كروى يفصله عن البروتوبلازم «الغشاء النووى» وتتركب النواة من مادة غروية أيضاً ذات لزوجة أعلا من لزوجة السيتوبلازم . وهذا الغشاء النووى

منفذ للماء بدليل انتفاخ النواة كباقى الخلية عند وضعها فى محاليل مخففة وانكماشها عند وضعها فى محاليل مركزة أو ذات أزموزية عالية . وعلاوة على ذلك فقد أثبتت التجارب أن الغشاء النووى منفذ للصبغات أيضاً . ويوجد داخل النواة الشبكة الكروماتينية وقد يشاهد داخل النواة جسم أو أجسام كروية تعرف بالنوية أو النويات.

وعند نمو الخلية المرستيمية الى خلية بالغة فإنها تزداد فى الحجم والوزن نتيجة لامتصاصها كميات كبيرة من الماء بينما تظل كمية البروتوبلازم ثابتة تقريباً ، ويظهر فى السيتوبلازم فجوات صغيرة تكون فى مبدأ الأمر قليلة العدد الا أن عددها يتزايد بمضى الوقت ويكبر حجمها وينتهى الأمر بأن يتصل بعضها ببعض وتندمج مكونة فجوة كبيرة واحدة تشغل الوضع المركزى فى الخلية وتسمى بالفجوة الخلوية Cell vacuole وتكون مملوءة بسائل رائق يعرف بالعصير الخلوى Cell sap. والنتيجة النهائية لشغل الفجوة مركز الخلية أن يدفع السيتوبلازم الى وضع محيطى يحميه غشاءان بلازميان أحدهما تحت الجدار الخلوى والآخر يحيط بالفجوة . (شكل ١) .

خلية مرستيمية

ظهور الفجوات

خلية بالغة

(شكل ١)
تحول الخلية المرستيمية الى خلية بالغة

ويحتوى السيتوبلازم — كما قدمنا — على أجسام بروتوبلازمية أصغر فى الحجم ، وأقتم فى اللون من النواة هى البلاستيدات Plastids التى تلعب دوراً هاما فى حياة النبات كما سيأتى فى حينه . ويمكن تقسيم البلاستيدات الى ثلاثة أنواع هى البلاستيدات الخضراء والبلاستيدات الملونة والبلاستيدات عديمة اللون .

ا — البلاستيدات الخضراء The Chloroplastids

تحتوى هذه البلاستيدات غالباً على صبغة خضراء تعرف بالكلوروفيل Chlorophyll وتوجدهذه البلاستيدات دائما فى الخلايا المعرضة لضوء الشمس . وتتميز هذه البلاستيدات فى النباتات الراقية بصغر حجمها وكثرة عددها واستدارتها أو يكون لها شكل العدسة المحدبة الوجهين . أما فى الطحالب فتكون أكبر حجما وأقل عدداً كما هو الحال فى طحلب الاسبيروجيرا *Spirogyra* حيث يوجد بلاستيدة خضراء واحدة أو اثنتين على الأكثر على شكل شريط حلزونى فى كل خلية . وأهم وظيفة لهذه البلاستيدات الخضراء هى بناء المواد الكربوايدراتية من الماء وثانى أكسيد الكربون فى وجود الضوء . وان أهم ما يمتاز به النبات على الحيوان هى قدرة النبات على بناء مواد عضوية من مواد غير عضوية . الأمر الذى لم يكن ليحدث لو خلت خلاياها من هذه البلاستيدات الخضراء .

ب — البلاستيدات عديمة اللون The Leucoplastids .

ويكثر وجود هذه البلاستيدات فى الخلايا البعيدة عن الضوء . ويبدو أن هذه البلاستيدات هى الاصل اذ أنها قادرة على التحول الى بلاستيدات خضراء أو الى بلاستيدات ملونة . ولهذا النوع من البلاستيدات وظيفة أخرى وهى أنها تصبح مراكز لتكوين وتخزين النشاء من السكريات .

حـ — البلاستيدات الملونة The Chromoplastids

تحتوى هذه البلاستيدات على مواد ملونة صفراء وبرتقالية وحمراء ويكثر وجودها فى بتلات الأزهار الملونة وفى بعض الثمار ولم يعرف الى الآن على وجه التحديد وظيفة هذه البلاستيدات فى النبات الا أن ألوانها الزاهية التى تكسبها للأزهار لما يلفت نظر الحشرات فتزورها بحثاً عن الرحيق وبذا تتلقح هذه الأزهار عرضاً .

والدليل على امكان تحول البلاستيدات من نوع الى آخر ما نشاهده فى ثمرة الطماطم

إذ أنها تبدو وهى صغيرة خالية من اللون تقريباً ومملوءة بالبلاستيدات عديمة اللون ثم لا تلبث أن يخضر لونها عندما تكبر وتتعرض لضـــوء الشمس لامتلائها بالبلاستيدات الخضراء . وعندما تدخل فى طور النضج يتحول لونها تدريجيا إلى اللون الأحمر لتحول بلاستيداتها الخضراء إلى بلاستيدات ملونة .

منشأ البلاستيدات :

هناك رأيان وضعا لتفسير منشأ البلاستيدات فى الخلية :

الأول : أن البلاستيدات تنشأ مباشرة من السيتوبلازم وأنها تضمحل وتتلاشى عند نضج البذور .

أما الثانى : فيرى أنها لا تنشأ من السيتوبلازم بل أن لها وجوداً مستقلا فى الخلية وأنها تتكاثر بالانقسام ثم تنتقل من جيل إلى جيل . ويرى أصحاب هـذا الرأى الاخير أن البلاستيدات تنتقل إلى الجنين ثم تظل كامنة حتى إذا ما نبتت البذور يتزايد عددها بالانقسام وبذا يتوافر عددها وتتوزع على الخلايا .

الغشاء البلازمى Plasma Membrane

المقصود بالغشاء البلازمى أنه هو الغشاء السطحى الرقيق الذى يحيط كتلة السيتوبلازم وله درجات مختلفة من النفاذية بالنسبة للمواد المختلفة . فى الخلايا المرستيمية الصغيرة يوجد غشاء واحد يبطن الجدار الخلوى من الداخل ، أما فى الخلايا الكبيرة البالغة والتى تكونت بداخلها الفجوة فإنه يتكون بالإضافة إلى الغشاء الأول غشاء ثان يغلف الفجوة . وقد أطلق De Vries لفظى الاكتوبلاست Ectoplast والتونوبلاست Tonoplast على الغشائين الخارجى والداخلى على الترتيب، غير أن هذه التسمية أصبحت قديمة وغير معمول بها الآن .

وليس من السهل إمكان رؤية هذين الغشائين فى كثير من الخلايا ولكن هناك من الأدلة المبنية على المشاهدة والفحص الميكروسكوبى الدقيق ما يثبت وجودهما .

طبيعة الغشاء البلازمى .

وضعت نظريات كثيرة الغرض منها محاولة الوصول إلى معرفة تركيب وطبيعة الأغشية البلازمية ، غير أن أحداً من هذه الفروض لم يف بهذا الغرض .

وأقرب هذه الفروض إلى الصحة ما افترضه بروكس Brooks (١٩٢٩) من أن الغشاء البلازمى يجب أن نتصوره وقد تكون من الليبويد Lipoid (وهى مادة دهنية فسفورية)وقد اختلطت بطريقة موزايكية بأجزاء مختلفة ذات تركيب بروتينى وأن هذا الغشاء الذى يدخل فى تركيبه البروتين يجب أن يكون رقيقاً حتى يسمح بنفاذ الكاتيونات من بعض أجزائه والأنيونات من أجزاء أخرى حسب نوع الشحنة الكهربائية التى يحملها أيون البروتين والتى يعينها الوسط الذى يتأين فيه . أما الأجزاء الليبويدية من الغشاء فإنها تصبح أماكن لدخول المواد الدهنية والمواد المذيبة لها .

وبهذا النظام الذى اقترحه بروكس أصبح من السهل تفسير نفاذية المواد المختلفة خلال الغشاء البلازمى نفاذاً استقلالياً بالنسبة للمواد المتأينة والمواد غير المتأينة حيث أصبح لها طريقان مستقلان فى الغشاء البلازمى أحدهما مائى Aqueous والثانى زيتى Oily .

يمكننا الآن أن نتصور الخلية ولها غشاءان بلازميان : أحدهما يبطن الجدار الخلوى من الداخل ويعرف بالغشاء البلازمى الخارجى والآخر يغلف الفجوة العصارية ويعرف بالغشاء البلازمى الداخلى ويحصران بينهما طبقة رقيقة شفافة هى السيتوبلازم (شكل ٢)

الجدار الخلوى Cell wall

عند بدء انقسام الخلية تترسب مادة بكتات الكالسيوم مكونة ما يعرف بالصفيحة الوسطية Middle lamella يفرزها السيتوبلازم ليحدد مكان انقسام الخلية إلى خليتين متجاورتين ، ويترسب على جانبى هذه الصفيحة الوسطية مواد يفرزها

السيتوبلازم أهمها مادة كربوايدراتية تعرف بالسليولوز Cellulose مكونة بذلك الجدار الخلوى غير الحى وقد يختلط السليولوز بمركبات أخرى كاللجنين Lignin الذى يترسب بكثرة على جدر الأوعية الخشبية . وقد يختلط مع اللجنين مادة أخرى هى الهيميسليولوز Hemicellulose فى سوق القمح والشعير . وقد يكوّن الهيميسليولوز جميع الجدار الخلوى فى خلايا بعض النباتات كما فى اندوسبرم أو جنين نبات البن والترمس والبلح ، وفى جميع هذه الحالات يعتبر الهيميسليولوز غذاءاً كربوايدراتيا مدخراً يتحلل إلى سكريات يستعملها النبات إذا دعت الحاجة إلى ذلك .

كل هذه المواد السابقة لا تمنع نفاذ الماء . إلا أن هناك موادقد تختلط بالجدار وتجعله غير منفذ للماء ومن أمثلتها السوبرين Suberin والكيوتين Cutin . وتكثر مادة السوبرين فى خلايا الفلين بينما تغطى مادة الكيوتين الجدر الخارجية لخلايا البشرة . وقد يكون الكيوتين منفذاً للماء إذا كانت طبقته رقيقة خصوصاً فى حالة خلايا الأوراق الحديثة ولكن سرعان ما تقل هذه النفاذية ثم تنعدم عندما تتراكم منه كميات أكبر على جدر الخلايا .

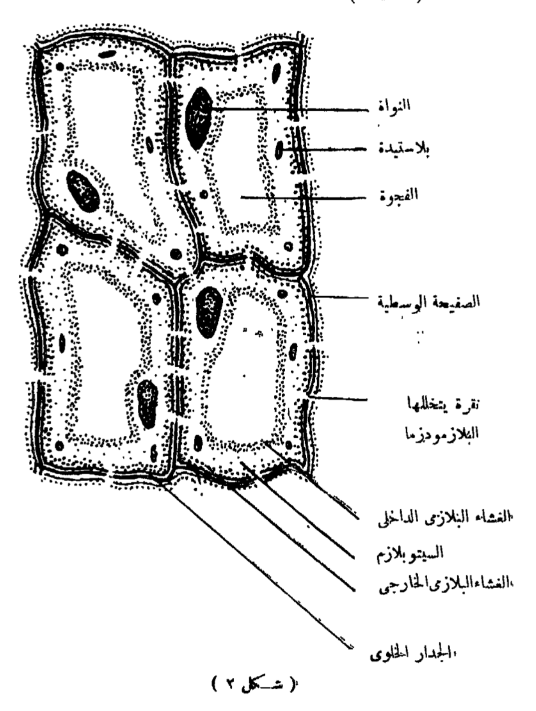
وعلاوة على المواد السابق ذكرها فقد تختلط مادة الجدار بمواد أخرى من أمثلتها المواد الراتنجية والصموغ والتنات والدهون والزيوت والعطور والمواد البروتينية والمواد الملونة وغيرها من الأملاح غير العضوية . ويتوقف وجود هذه المواد على نوع النبات والظروف المعرض إليها والبيئة التى ينمو فيها .

ويعتبر الجدار الخلوى من الوجهة الطبيعية فى حالة غروية معقدة من النوع المعروف بالـ Gel ومن خصائص هذه الحالة قدرتها على التشبع بكميات كبيرة من الماء دون أن يذوب الجدار فى هذا الماء . مثل هذه الخاصية تعرف بخاصية التشرب Imbibition وتشاهد عند غمر قطع من الخشب أو البذور الجافة فى الماء حيث تنتفخ ويزيد حجمها ويصحب هذه الزيادة فى الحجم انطلاق قدر معين من الحرارة لم يعرف سبب انطلاقها حتى الآن على وجه التحقيق بل إن عملية التشرب نفسها لا زالت غامضة.

وبفضل عملية التشرب هذه يستمر انتقال الماء من خلية إلى خلية . وتختلف قدرة

الجدر الخلوية على التشرب بالماء باختلاف درجة نفاذيتها . فالجدر التى تحتوى على مقادير من الكيوتين أو السوبرين تقل قدرتها على التشرب وتقل بالتالى قدرتها على النفاذية . أما الجدر المصنوعة من مادة السليولوز والبكتين والبنتوزات فإن مقدرتها على التشرب كبيرة وتعتبر أكثر الجدر نفاذية .

ويتخلل الجدار الخلوى فتحات تعرف بالنقر Pits لتصل ما بين سيتوبلازم الخلايا المتجاورة بواسطة خيوط سيتوبلازمية تمر من هذه الفتحات وتسمى بالبلازمودزما Plasmodesma (شكل ٢)



(شكل ٢)

التركيب الكيماوى للبروتوبلازم وظاهرة الحياة :

يحتوى البروتوبلازم من الوجهة الكيماوية على نسبة كبيرة من الماء التى تختلف باختلاف العضو النباتى . فهى فى أجنة البذور الجافة تتراوح بين ١٠ — ١٥ ٪ ، بينما ترتفع هذه النسبة إلى ٨٠ — ٩٠ ٪ فى الأجزاء الخضرية النامية . أما المادة الجافة والمتبقية بعد التجفيف فأغلبها يتكون من مواد بروتينية وكوبوايدراتية مختلطة ببعض الدهون والأملاح .

ولا يمكن أن تعزى ظاهرة الحياة فى البروتوبلازم إلى احتوائه على المواد السابق ذكرها بدليل أننا لو مزجناها ببعضها وبنفس النسب الموجودة عليها فى البروتوبلازم فإنه لا يظهر لها أى نشاط حيوى . وهذا يدل دلالة قاطعة على أن ظاهرة الحياة إنما تعزى إلى عمليات التنظيم التى يقوم بها البروتوبلازم . ويحدث فى سيتوبلازم الخلية عمليات كيميائية وطبيعية مختلفة ومناقض بعضها للبعض ، ومع ذلك تحـــدث فى السيتوبلازم جنباً إلى جنب . فالتنفس — وهو أحد عوامل الهدم فى النبات — يحدث جنباً إلى جنب وفى نفس الوقت مع التمثيل الضوئى الذى يعتبر أهم عمليات البناء فى النبات . ومن ذلك نرى أنه لا بد أن تكون العمليتان منفصلتان عن بعضهما وأن لكل عملية منهما عوامل خاصة وشروط لا بد من توافرها لكى تتم .

وهناك رأيان لتفسير ظاهرة الحياة فى البروتوبلازم :

أولهما أنه لا بد من وجود جزىء من مادة حية ، ربما كان من أنواع البروتينات . وبديهى أنه عند قتل بروتوبلازم أى خلية لتحليلها كيميائياً فإن هذا الجزىء الحى يقتل وبذلك لا يظهر لنا فى التحليل الكيميائى إلا المواد البروتينية التى نعرف صفاتها وخواصها .

ثانيهما أن تركيب البروتوبلازم الحى هو ما نعثر عليه فعلا بعد قتله وتحليله كيميائياً . وفى هذه الحالة يجب أن نتصور أن هذه المواد لا بد وأن تكون مرتبة فى البروتوبلازم ترتيباً خاصاً ولا يعرف هذا الترتيب إلا الخالق جلت قدرته وأن هذا الترتيب الخاص يتلف عند استخلاص المواد المركبة للبروتوبلازم لتعريفها كيميائياً .

الباب الثانى

الحالة الغروية للبروتوبلازم

The Colloidal State of the Protoplasm

فى عام ١٨٦١ أطلق جراهام Graham على المواد التى تنفذ فى ورق البارشمنت (كالسكر والأملاح) لفظ « البلوريات » Crystalloids وعلى المواد التى لا تنفذ منه كالجيلاتين والنشاء والغراء لفظ « الغرويات » Colloids . والذى دعاه إلى هذه التسمية أنه لاحظ أن البلوريات سهلة التبلور فى محاليلها بينما لا يحدث مثل ذلك للغرويات . غير أن هذا التقسيم لم يلبث أن اتضح خطؤه إذ تمكن الكيميائيون فيما بعد من تحضير أى مادة بصورة بلورية أو بصورة غروية حسب طريقة تحضيرها وأصبح لفظ الغرويات أو البلوريات لا يطلقان إلا على الحالة التى توجد عليها المادة وليس على المادة بصفة مطلقة . وتعتبر المادة على حالة غروية إذا كانت وحداتها المنتثرة أكبر فى الحجم من الجزيئات ولكنها من الصغر بحيث يصعب أن تترسب من تلقاء نفسها فى مذيباتها . ولما كانت المحاليل الغروية هى أحد أنواع المحاليل الطبيعية لذا لزم أن نعرف شيئاً عن المحاليل .

تقسيم المحاليل :

تنقسم المحاليل بالنسبة إلى حالة وجود المادة الذائبة فى المادة المذيبة وعلاقة كل منهما بالآخر إلى الأقسام الثلاثة الآتية :

١ — المحلول الحقيقى True solution وفيه تتجزأ المادة فى السائل إلى جزيئات وقد تتحلل الجزيئات فى أغلب الأحيان إلى أيونات وتكون الوحدات التى تتجزأ اليها المادة من الدقة بحيث لا يمكن رؤيتها لا بالعين المجردة ولا بأية وسيلة أخرى من

وسائل الإبصار وقد قدر قطر هذه الوحدات بحوالى $\frac{١}{١,٠٠٠,٠٠٠}$ من الملليمتر .

وهذه الدقائق تظل منتشرة فى المذيب (الذى قد يكون ماء أو أى سائل آخر) ولا تترسب بمضى الوقت ومن أمثلتها محلول سكر القصب فى الماء ومحلول كلورور الصوديوم فى الماء .

٢ — المعلق والمستحلب Suspension and Emulsion وهنا لا تتأثر المادة بالسائل عند خلطها به ، فإذا خلط الرمل بالماء أو الزيت بالماء فإن الأول سرعان ما يرسب بينما يطفو الثانى على سطح الماء . وهنا تكون الوحدات التى تتجزأ اليها المادة من الكبر بحيث يمكن رؤيتها بالجهر . وقد قدّر قطر هذه الوحدات بأكثر من $\frac{١}{٥٠٠٠}$ من الملليمتر .

٣ — المحاليل الغروية Colloidal solutions وهنا تتجزأ المادة إلى وحدات تقع وسطاً بين الوحدات التى تجزأت إليها المادة فى المحاليل الحقيقية والتى تجزأت إليها فى المعلقات والمستحلبات فتكون الوحدات هنا من مجموعات من الجزيئات المتجمعة وتظل هذه الوحدات منتشرة فى محاليلها ولا تترسب أبداً من تلقاء نفسها كما أنها تكون من الصغر بحيث لا يمكن رؤيتها بالميكروسكوب إلا أنه يمكن رؤية بعض خواصها الضوئية بطرق خاصة سيأتى ذكرها . ومن أمثلة المحاليل الغروية محلول ايدروكسيد الحديديك الغروى ومحلول الجيلاتين فى الماء .

وعند الكلام على الغرويات يحسن أن نسمى المادة المذيبة « بالطور المستمر » Continuous phase أو « وسط الانتشار » Dispersion medium والمادة الذائبة « بالطور المنتشر » Dispersed phase .

تحضير الغرويات :

يمكن تحويل المادة من الحالة الموجودة عليها إلى الحالة الغروية إما بتجميع جزيئات المادة إلى وحدات تتكون من جملة جزيئات وتسمى هذه الطريقة بالتكثيف

Condensation وإما بتجزئة وحدات المادة الكبيرة حتى تصل إلى حجم الوحدة الغروية وتعرف هذه الطريقة بالتجزئة Dispersion .

وتشابه عملية التكثيف عملية ترسيب المادة فى التفاعلات الكيماوية . فلتحضير مادة غروية بطريقة التكثيف يشبع المحلول بالمادة الذائبة إلى درجة فوق التشبع ثم يترك بعض الوقت فنلاحظ تكوّن مجموعات جزيئية تاخذ فى الكبر تدريجياً . فإذا تركت وشأنها فإنها تصل إلى درجة من الكبر بحيث تثقل وترسب فى القاع . أما إذا أريد الحصول عليها على الحالة الغروية فإنه بواسطة بعض المعاملات الخاصة يمكن إيقاف كبر المجموعة الجزيئية عندما تصل إلى حجم الوحدة الغروية .

وتحضر معظم الغرويات غير العضوية بطريقة التكثيف التى تشمل عمليات التفاعل المزدوج والتحليل المائى والأكسدة والاختزال . فمثلا عندما يعامل محلول مخفف من أكسيد الزرنيخ بكبريتور الايدروجين يحدث تفاعل مزدوج ويتكون كبريتور الزرنيخ الغروى .

وعند غلى محلول مخفف من كلورور الحديديك أو عند صب محلوله فى ماء يغلى يتكون محلول غروى من ايدروكسيد الحديديك .

وإذا عومل محلول مخفف من كلورور أى معدن (وليكن كلورور الذهب) بالفورمالدهيد بشروط خاصة اختزلت أيونات المعدن إلى ذرات لا تلبث أن تتجمع لتكون وحدات غروية من المعدن المستعمل .

وتشمل عمليات التجزئة فى تحضير المحاليل الغروية طحن المادة أو تفتيتها تفتيتاً آلياً بواسطة طواحين خاصة تعرف بالطواحين الغروية . وفى هذه الحالات يجب تنظيم عملية الطحن حتى يصل حجمها إلى حجم الوحدة الغروية . كما تشمل عمليات التجزئة أيضاً استعمال أنزيمات الهضم أو بتحويل هذه المواد إلى حالة مستحلبة .

وقد استعمل جراهام أنزيمات الهضم فى تحضير محلول غروى من زلال البيض المتجمد عندما أضاف إليه أنزيم البيبسين Pepsin وقليل من حامض الكلوردريك وقد أطلق على هذه العملية Peptization .

وعند إضافة قليل من الزيت إلى الماء فى أنبوبة اختبار فإنه عند الرج نحصل على ما يسمى بالمستحلب المؤقت ذلك لأنه إذا ترك بعض الوقت تجمعت قطرات الزيت واتحدت وطفت على سطح الماء وانفصل المستحلب إلى مكوناته الرئيسية . أما إذا أضيف إلى الماء مادة من شأنها أن تقلل الجذب السطحى للماء أو للزيت أو لكليهما فإن الزيت يظل مجزءاً ولا يميل إلى التجمع ويتكون مستحلب ثابت على حالة غروية .

تقسيم الغرويات Classification of Colloids :

تنقسم الغرويات إلى قسمين رئيسيين : ـ

القسم الأول : وتسمى بالغرويات الكارهة لوسط الانتشار Lyophobic Colloids ذلك لأنه لا توجد قابلية بين دقائقها أو وحداتها المنتشرة وبين دقائق وسط الانتشار . فإذا كان وسط الانتشار ماءً سميت كارهة للماء Hydrophobic Colloids وتسمى أيضا شبه المعلقات Suspensoids ولا تختلف لزوجة مثل هـــذه الغرويات كثيراً عن لزوجة وسط الانتشار وتحمل دقائقها شحنات كهربائية كلها من نوع واحد وهذا هو سبب بقائها منتشرة فى وسط الانتشار دون أن ترسب . لذلك فإنها ترسب بسرعة عند إضافة محلول الكتروليتى مخفف اليها وإذا ما ترسب هذا النوع من الغرويات فإنه لا يمكن إعادته بالطرق الطبيعية إلى الحالة الغروية ولذا تسمى بالغرويات الغير عكسية Irreversible Colloids ومن أمثلتها إيدروكسيد الحديديك الغروى .

أما سبب ترسب هذا النوع من الغرويات بسهولة عند إضافة محاليل الكتروليتية مخففة فيرجع إما لأن الشحنة المضادة فى المحلول الألكتروليتى تعادل شحنة الدقيقة الغروية أو تقللها إلى حد لا يمنع من تجاذب الدقائق لتكون مجاميع كبيرة تثقل لكبرها وترسب . وكلما زاد تكافؤ الأيون المستعمل فى الترسيب فى المحلول الألكتروليتى زادت قدرته فى الترسيب . فكلورور الألومنيوم أسرع فى ترسيب كبريتور الزرنيخ من كلورور الباريوم ، وكلورور الباريوم أسرع من كلورور الصوديوم فى الترسيب وذلك لاختلافها فى التكافؤ .

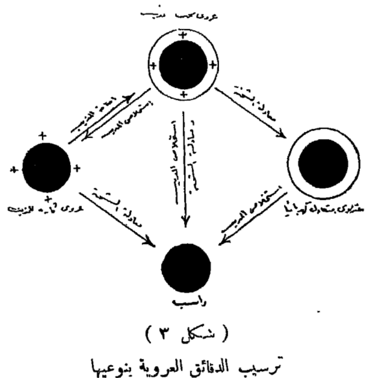
القسم الثانى : وتسمى بالغرويات المحبة لوسط الانتشار Lyophilic Colloids ذلك لأنه توجد قابلية كبيرة بين دقائقها المنتثرة وبين دقائق وسط الانتشار وتسمى أيضاً بشبه المستحلبات Emulsoids ومن أمثلتها محلول الجلاتين والآجار والنشاء والصمغ والغراء وزلال البيض . ودرجة لزوجة هذه المحاليل أكبر بوجه عام من لزوجة وسط الانتشار .

تتحمل الدقائق المنتثرة لهذا النوع من المحاليل الغروية بشحنات كهربائية كلها أيضاً من نوع واحد ويمكن تغيير نوعها بتغيير حموضة أو قلوية المحلول . وتحتاج مثل هذه المحاليل الغروية إلى كميات كبيرة من الألكتروليتات ليتم ترسيبها ولكن بعد ترسيبها يمكن إعادتها ثانية إلى الحالة الغروية بإضافة مذيب نقى (كالماء مثلا إذا كان وسط الانتشار ماء) ولذا تسمى بالغرويات العكسية Reversible colloids

ويعزى ثبات هذا النوع من المحاليل الغروية وعدم ترسيبها بسهولة إلى سببين : الأول هو تحمل وحداتها بالشحنة الكهربائية كما أسلفنا والثانى هو تغلف الدقائق بأغلفة كثيرة من وسط الانتشار لذلك لا يكفى لترسيب مثل هذا النوع من الغرويات إضافة محاليل ألكتروليتية مخففة لمعادلة شحنة دقائقها الكهربائية فإنها بالرغم من ذلك تظل منتثرة وفى حالة غروية بل يجب أيضاً إضافة مادة مجففة كالكحول لتنتزع هذه الأغلفة التى حول الدقائق وبذلك يتم ترسيبها . غير أنه يمكن معادلة الشحنة وإزالة الأغشية بعملية واحدة وهى إضافة محلول الكتروليتى مركز جداً أو على شكل جسم صلب مثل كبريتات النشادر التى تقوم بمعادلة الشحنة الكهربائية التى على الدقائق الغروية وفى نفس الوقت تقوم بدور العامل المجفف وبنزع الأغلفة المحيطة بالدقيقة الغروية فتترسب . والرسم الآتى يبين نوعى الدقائق الغروية والعلاقة بينهما وطرق ترسيبهما (شكل ٣) .

ويتغير قوام الغرويات المحبة لوسط الانتشار من السيولة إلى الصلابة والعكس بتغير درجة الحرارة وتركيز وسط الانتشار وغيرهما من العوامل . فإذا وضع محلول

غروى من هذا النوع كمحلول الجيلاتين فى أنبوبة وسط مخلوط مبرد تصلب إلى قوام زجاج يعرف بالـ Gel . فإذا أعيد تسخينه تحول إلى محلول غروى سائل ويسمى Sol وتسمى ظاهرة التجمد بالبرودة والسيولة بالحرارة بظاهرة انعكاس الأطوار .

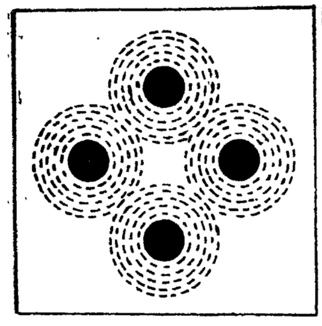


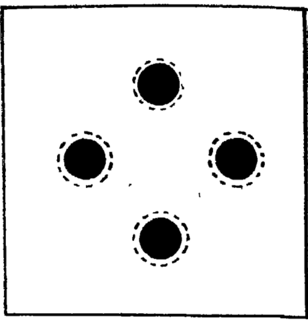
(شكل ٣)

ترسيب الدقائق الغروية بنوعيها

والسبب فى تصلب محلول الجلاتين بالتبريد وسيولته بالتسخين أن الماء يوجد على صورتين فى هذه الأنواع من المحاليل الغروية : على صورة ماء حر Free Water وهو الذى يكوّن وسط الانتشار فى حالة السيولة ، والماء المرتبط Bound Water وهو الماء الذى يغلف الحبيبات الغروية فى الطور المنتثر (لأنها من النوع المحب لوسط الانتشار) فعند التبريد يتحول أكثر الماء الحر إلى ماء مرتبط حول الدقائق الغروية فتقل نسبته وتكتسب الحالة صفة الصلابة . أما عند التسخين فإن أكثر الماء المرتبط يترك الحبيبات الغروية إلى وسط الانتشار فتزداد نسبة الماء الحر وتكتسب الحالة صفة السيولة (شكل ٤) .

ويسمى هذا النوع من انعكاس الأطوار بانعكاس الأطوار الكامل . إلا أن هناك نوع آخر منه يسمى بانعكاس الأطوار الناقص . فمثلا زلال البيض يتجمد





(ب) (شكل ٤) سيولة الجيلاتين وتصلبه (ا)

ا — نسبة الماء الحر هى الغالبة وتكتسب الحالة صفة السيولة

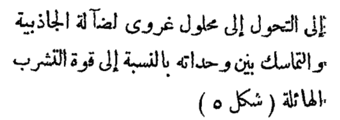
ب — نسبة الماء المرتبط هى الغالبة وتكتسب الحالة صفة الصلابة

بالتسخين ولا يعود إلى السيولة بالتبريد لذلك يسمى تجمد زلال البيض « تجمعاً » Coagulation لاختلاف العملية عن عملية تجمد محلول الجيلاتين بالتبريد التى تسمى « تجمداً » Gellation

ومن خصائص الغرويات المتصلبة Gels ميلها إلى التشرب بكميات كبيرة من الماء ويعتبر الجيلاتين مثلا صحيحاً لإثبات هذه الظاهرة ويشترك مع الجيلاتين فى ظاهرة التشرب Imbibition الخشب وحبيبات النشاء ، وتترتب كميات الماء الممتصة حول الدقائق الغروية على شكل أغلفة يتزايد عددها كلما امتصت قدراً أكبر من الماء ويترتب على ذلك ابعاد جزيئات المادة المتشربة عن بعضها وهنا يتداخل عامل آخر يحدد من تباعد الوحدات هو الجاذبية بينها وبين بعضها . فإذا كانت هذه الجاذبية كبيرة وضعت حداً لتراكم الأغلفة المائية فلا تمتص منها المادة إلا قدراً معيناً كما فى حالة الخشب ويظل الخشب محتفظاً بشكله العام سوى زيادة طفيفة طرأت عليه ، بينما تتباعد وحدات الجيلاتين عن بعضها كلما مكثت أكثر فى الماء حتى ينتهى بها الأمر

إلى التحول إلى محلول غروى لضآلة الجاذبية والتماسك بين وحداته بالنسبة إلى قوة التشرب الهائلة (شكل ٥)







(شكل ٥)

ا ـ جزيئات الخشب تتشرب بالماء بدرجة محدودة

ب ـ جزيئات الجيلاتين تتشرب بالماء بدرجة غير محدودة

بعض الخواص العامة للحالة الغروية

لا تتوقف خواص المحاليل الغروية على تركيبها الكيماوى بل تتوقف على حالتها الطبيعية وأهم خواص الحالة الغروية ما يأتى :

(١) الانتشار خلال الأغشية.

Diffusibility through membranes

للمحاليل الغروية ضغوط اسموزية منخفضة ودرجة انتشارها فى أغشية البارشمنت والكلوديون والأغشية الحيوانية تكاد تكون معدومة ، ولقد استغلت هذه الظاهرة لفصل الشوائب البلورية من المحاليل الغروية وتسمى هذه العملية بعملية الفصل الغشائى Dialysis ويستعمل لذلك جهاز يسمى بجهاز الفصل الغشائى Dialyser يتكون فى أبسط صوره من كيس مصنوع من أحد المواد السابقة ويوضع داخل الكيس المحلول الغروى بما فيه من الشوائب البلورية ويغمر فى ماء مقطر متجدد فتنتشر المواد الذائبة البلورية إلى الخارج باستمرار ويظل فى الداخل المحلول الغروى فى حالة نقية . ويرجع السبب فى عدم نفاذ الدقائق الغروية خلال الأغشية إلى كبر حجم وحداتها بالنسبة إلى فتحات أو ثقوب الغشاء .

ويمكن تحضير هذه الأغشية بدرجات متفاوتة من النفاذية التى تتوقف على سعة ثقوبها فمثلا أمكن تحضير أغشية متفاوتة فى درجة نفاذيتها من الكلوديون . فالأغشية المجففة فى الهواء ذات نفاذية منخفضة جدا أى ذات ثقوب ضيقة جداً ولكن عند معاملة مثل هذه الأغشية بالكحول بتركيزات مختلفة ثم غسلها بالماء تزداد درجة نفاذيتها ، وكلما زاد تركيز الكحول كلما زادت النفاذية .

(٢) ظاهرة تندال Tyndall phenomenon

هى إحدى الظواهر الضوئية التى يستعان بها للتفرقة بين المحلول الغروى والحقيقى ويمكن ملاحظتها إذا أدخل خيط من الضوء فى غرفة مظلمة ثم أثير الغبار فى هذه الغرفة فإن ذرات الغبار السابحة فى فضاء الغرفة تبدو مضاءة إذا مرت فى مسار الضوء . فإذا استبدل جو الغرفة بإناء من الزجاج يحتوى على محلول غروى وسلط ضوء قوى على أحد جوانبه فإن مسار الضوء يبدو واضحاً غائماً فى المحلول الغروى الذى يبدو رائقاً فى غير المنطقة المضاءة . وتفسير ذلك أنه عندما تصطدم أشعة الضوء بالدقائق الغروية فإن الأشعة الضوئية تبعثر وتستقطب وهذا ما يعبر عنه بظاهرة تندال . وحيث أنه يحدث للضوء فى هذه الحالات أن تنحرف الموجات القصيرة (وهى الموجات الزرقاء) بدرجة أكبر من انحراف الموجات الطويلة (وهى الموجات الحمراء) فإن الطيف الضوئى ينفصل انفصالا جزئياً وهذا ما يشاهد عند إمرار شعاع ضوئى فى محلول غروى يكون فيه الطور المنتثر عديم اللون كمحلول النشاء الغروى فى الماء فإن المحلول يبدو أزرقاً باهتاً إذا سلط عليه الضوء من الجانب أما إذا استبدل المحلول الغروى فى الإناء بمحلول حقيقى جيد التحضير وأمرر الشعاع الضوئى فيه فإن مسار الضوء فى هذا المحلول لا يمكن رؤيته ذلك لأن جزيئات أو أيونات المادة الذائبة فى المحلول الحقيقى تكون من الصغر بحيث لا تعكس الضوء الساقط عليها .

(٣) الحركة البراونية Brownian movement

يمكن مشاهدة هـــذه الظاهرة بوضوح بواسطة الميكروسكوب اللانهائى Ultramicroscope ويختلف هذا الميكروسكوب عن الميكروسكوب العادى فى أن حقل الفحص فيه مظلما وأن مصدر الضوء هنا جانبيا وتستعمل فيه لوحة خاصة للفحص تعرف بالشريحة ذات القاع المجوف Hollow-ground slide يوضع فى تجويفها المحلول الغروى (ويفضل أن يكون من النوع السكاره لوسط الانتشار مثل أيدروكسيد الحديديك الغروى أو الحبر الصينى المخفف بالماء) ثم يسلط الضوء الجانبى بحيث تخترق حزمته المحلول الموضوع فى التجويف . فإذا نظرنا فى عينية

الميكروسكوب فإنا نرى نقطاً لامعة كثيرة الحركة والاهتزاز وكل نقطة منها هى عبارة عن ظل دقيقة غروية . أما الاهتزاز والحركة التى تسمى بالحركة البراونية (نسبة إلى روبرت براون سنة ١٨٢٧) فتعزى إلى دفع جزيئات وسط الانتشار للدقائق الغروية دفعاً غير منتظم فى كل اتجاه . ومما هو جدير بالملاحظة أن رفع درجة حرارة السائل الغروى يزيد من الحركة البراونية لدقائقه الغروية نظراً إلى زيادة الطاقة الحركية لجزيئات وسط الانتشار .

(٤) الشحنات الكهربائية Electric Charges

تحمل الدقائق الغروية شحنات كهربائية تكون موزعة على سطحها الكلى ولا تكون قاصرة على ذراتها . هذه الشحنات الكهربائية قد تكون من النوع الموجب فى نوع من الغرويات مثل ايدروكسيد الألومنيوم والحديديك والكروم وبعض الأصباغ القاعدية كأزرق الميثيلين ، وقد تكون من النوع السالب فى أنواع أخرى من الغرويات مثل محاليل الفضة والذهب وكبريتور الزرنيخ وبعض الأصباغ الحامضية كأحمر الكونغو Congo Red وكذلك الطين الغروى .

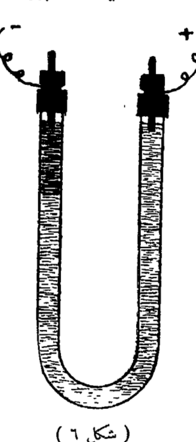
وتحمل الكائنات الحية الدقيقة شحنات كهربائية. فمثلا خلايا البكتريا والطحلب من النوع الوحيد الخلية وجراثيم فطر عيش الغراب Mushroom وكذلك كرات الدم تحمل كلها شحنات كهربائية من النوع السالب .

أما سبب وجود الشحنات الكهربائية على الدقائق الغروية فيعزى إلى أنه نظراً إلى نشاط أسطح الدقائق الغروية المنتشرة فإن الماء الملامس لهذه الأسطح فى وسط الانتشار يتأين إلى أيونات الايدروجين الموجبة والايدروكسيل السالبة . وبعض هذه الدقائق يجذب إلى سطحه الايدروجين فتكتسب بذلك شحنته الموجبة كما هو الحال فى ايدروكسيد الحديديك . وقد تجذب دقائق بعض الغرويات إلى سطحها الايدروكسيل فتصبح بذلك سالبة الشحنة مثل كبريتور الزرنيخ ، وفى كلتا الحالتين يظل الأيون المتروك مكوناً غلافاً محيطاً بسطح الدقيقة الغروية . وفى حالة إضافة محلول الكتروليتى تتعادل شحنات الدقائق الغروية مع الأيونات المضادة فى المحلول

الالـكترو ليتى بينما تتعادل شحنات الأيون الآخر فى المحلول الالـكترو ليتى مع الأيو نات المغلفة للدقيقة الغروية .

فمثلا عند إضافة محلول كلورور الصوديوم إلى حالة ايدروكسيد الحديديك الغروية فإن أيونات الـكلورور السالبة تنجذب إلى دقائق ايدروكسيد الحديديك الموجبة فتعادل شحنتها وتعمل على ترسيبها ، بينما تعادل أيونات الصوديوم الموجبة أيونات الايدروكسيل السالبة التى كانت تغلف الدقائق الغروية .

ويمكن إثبات وجود الشحنات الـكهربائية وتحديد نوعها إذا وضع المحلول الغروى فى مجال كهربائى فتتحرك الدقائق الغروية المنتثرة إلى أحد القطبين الـكهربائيين حسب نوع الشحنة الـكهربائية التى تحملها هذه الدقائق . فمثلا عند إمرار تيـار كهربائى فى محلول غروى من النوع السالب مثل كبريتور الزرنيخ فإن الدقائق تتجه كلها إلى القطب الموجب ، أما إذا استبدل بمحلول غروى من النوع الموجب وليكن ايدروكسيد الحديديك فإن الدقائق تتحرك إلى القطب السالب ويطلق على عملية انتقال دقائق الغرويات إلى أحد القطبين الـكهربائيين بظاهرة الحمل الـكهربائى Cataphoresis (شكل ٦)



(شكل ٦)
جهاز لتعيين نوع الشحنة على الدقائق الغروية . لاحظ انجذاب الدقائق الغروية الموجبة إلى القطب السالب

ويمكن تعيين نوع الشحنة الـكهربائية للمحلول الغروى باستعمال ورق الترشيح الخالى من الرماد. Ashless filter paper فإذا وضعت نقطة من محلول أزرق الميثيلين (وهو موجب الشحنة) على ورقة الترشيح تجـد أن جزيئات الصبغة انتشرت مع المـاء بينما إذا استعمل محلول أحمر الـكونغو (وهو سالب الشحنة) فإن جزيئات الصبغة لا تنتشر مع المـاء بل تظل فى مكانها وينتشر الماء بمفرده . وتعليل ذلك أن ورقة الترشيح

تكتسب شحنة سالبة عندما تبتل بالماء . وحيث أن جزيئات أزرق الميثيلين موجبة الشحنة فإنه يحدث تجاذب بين جزيئاتها وجزيئات ورقة الترشيح فتنتشر المادة الملونة مع الماء . أما فى حالة أحمر الكونغو فإن جزيئاتها السالبة تتنافر مع جزيئات ورقة الترشيح وينتشر الماء بمفرده تاركا الصبغة فى مكانها .

ونظراً إلى الحساسية الشديدة للمحاليل الغروية الكارهة لوسط الانتشار (شبه المعلقات) Suspensoids للمحاليل الالكتروليتية المخففة فإن ذلك يفسر لنا كيف تكونت دلتا الانهار عند التقاء مائها العذب المحمل بالطين الغروى بمياه البحار المحتوية على أملاح متنوعة ذائبة ، فعند التقائهما تتعادل شحنات الطين الغروى السالبة مع الأيونات المضادة فى الشحنة فيترسب الطين وتتكون الدلتا .

أما المحاليل الغروية من النوع المحب لوسط الانتشار (شبه المستحلبات) Emulsoids فهى أقل حساسية فى استجابتها للترسيب بالمحاليل الالكتروليتية . فإذا أضيف محلول شبه مستحلب إلى محلول شبه معلق غروى فإن ذلك يسبب صعوبة ترسيب شبه المعلق نظراً إلى إحاطة دقائقه بدقائق شبه المستحلب الذى يسمى فى هذه الحالة « بالغروى الحافظ Protective colloid » وقد استغلت ظاهرة الحفظ للغرويات شبه المستحلبة فى صناعة ألواح التصوير الفوتوغرافى . فإذا أضيف محلول من بروموز البوتاسيوم إلى محلول من نترات الفضة فإنه يتكون راسب كبير الحبيبات لا يصلح لتغطية ألواح التصوير . أما إذا أضيف محلول الجيلاتين إلى محلول بروموز البوتاسيوم قبل إضافة محلول نترات الفضة فإنه يتكون راسب غروى متجانس ووحداته من الدقة بحيث تناسب هذا الغرض تماماً .

(٥) التجمع السطحى Adsorption

تمتاز المحاليل الغروية بعظم الأسطح المعرضة منها بالنسبة إلى دقائقها الصغيرة المنتثرة . ومن المعروف أن الأسطح الفاصلة بين طوران لا يمتزجان كالماء والهواء أو الماء والاتير تعانى نوعا من التوتر السطحى يسمى بالتوتر البينى وتزداد قيمة هذه

القوة زيادة كبيرة جداً فى المحاليل الغروية لعظم الأسطح الفاصلة بين الطور المنتشر ووسط الانتشار ، وتميل جزيئات المواد المختلطة بالمحاليل الغروية إلى التكاثف على أسطح الدقائق الغروية وهذا ما يعبر عنه بخاصية التجمع السطحى للغرويات . لذلك تعتبر الغرويات من أحسن العوامل المساعدة لأنها تساعد على تلامس المواد المتفاعلة على أسطحها بخاصية التجمع السطحى .

وتتأثر عملية التجمع السطحى بدرجة كبيرة بوجود الالكتروليتات. فإذا غمست قطعة من ورق الترشيح العادى فى محلول غروى سالب الشحنة (كأحمر الكونغو) فإن ورقة الترشيح تصبغ باللون الأحمر بينما إذا عوملت ورقة الترشيح من النوع الخالى من الرماد (النقى) هذه المعاملة فإنها لا تصبغ إطلاقاً إلا إذا أضيف إلى محلول الصبغة محلولا متعادلا من كلورور الصوديوم . وتفسير ذلك أن ورق الترشيح النقى يكتسب شحنة سالبة إذا ابتل بالماء وعلى ذلك فإن جزيئاته تتنافر مع جزيئات الصبغة السالبة . أما فى وجود الكتروليت (أو الرماد الموجود فى ورق الترشيح العادى) فإن الشحنة السالبة لورق الترشيح تتعادل مع الأيونات الموجبة للالكتروليت وعندئذ تتجمع دقائق أحمر الكونغو تجمعاً سطحياً على ورقة الترشيح وتصبغها .

ولخاصية التجمع السطحى أثر كبير فى حياتنا الاقتصادية إذ تستعمل فى ترويق المحاليل الملونة . فإذا خلط محلول ملون خلطاً جيداً بمسحوق الفحم الحيوانى ورشح الخليط فإن المترشح يبدو رائقاً عديم اللون . وقد استخدمت هذه الظاهرة فى ترويق المحاليل السكرية التى يحضر منها السكر . كما أن من خصائص الفحم الحيوانى امتصاص الغازات بنفس النظرية ، لذلك يستعمل فى ملء الكمامات . كما أن كثيراً من عمليات الزراعة والصباغة تتوقف على خاصية التجمع السطحى .

الانتشـــار Diffusion

إذا ألقيت قطعة من كبريتات النحاس فى مخبار مملوء بالماء فإنه يلاحظ بعد مدة تلون الماء فى الجزء السفلى من المخبار باللون الأزرق ذلك لأن كبريتات النحاس قد

ذابت فى الماء المحيط بها، فإذا ترك المخبار بعض الوقت أخذ اللون الأزرق فى الانتقال تدريجياً من أسفل إلى أعلى فى طبقات متتالية تخف فى زرقتها كلما اتجهنا إلى أعلى المخبار ثم يتلاشى الفرق فى لون الطبقات تدريجياً بمضى الوقت إلى أن تصبح درجة التلون كلها واحدة أى أن المادة الذائبة أو المنتشرة أصبحت فى حالة اتزان .

عندما ذابت كبريتات النحاس فى الماء الذى فى أسفل المخبار كونت محلولا حقيقياً أى أنها انحلت إلى أيونات مستقل بعضها عن البعض ولها القدرة على التحرك فى جميع الاتجاهات ، وحيث أن تركيز هذه الأيونات فى قاع المخبار أعلى منه فى طبقاته العليا فإن سرعة انتقال الأيونات من أسفل إلى أعلى تكون أكبر من سرعة انتقالها من أعلى إلى أسفل . وتستمر هذه الحالة حتى يتساوى تركيز الأيونات المنتشرة فى جميع أجزاء المحلول .

ونسمى حركة الأيونات فى المحلول « بالانتشار » ويكون تحركها بفعل طاقتها الحركية محاولة أن تتوزع توزيعا منظما فى حيز الانتشار .

فإذا ألقينا فى مثلنا السابق بلورة من سكر القصب مع بلورة من كبريتات النحاس فإن بلورة السكر تذوب فى ماء المخبار مكونة محلولا جزيئياً من سكر القصب وتأخذ جزيئات السكر فى الانتقال من أسفل المخبار إلى أعلاه أى من نقطة تركيز جزيئات السكر فيها عالية إلى نقطة يكون تركيز جزيئات السكر فيها أقل ، أى أنها تنتشر هى الأخرى بنفس النظام الذى انتشرت به أيونات كبريتات النحاس كأنها لم تكن موجودة فى المحلول وذلك إذا اعتبرنا أن جزيئات المواد الأخرى المنتشرة لا تؤثر فى معدل حركتها . ويلاحظ أيضاً أن جزيئات أو أيونات الذائب تنتشر مستقلة تماماً عن انتشار جزيئات السائل المذيب .

العوامل التى تؤثر فى معدل انتشار المادة :

(١) تركيز المادة المنتشرة: تنتشر المواد من المنطقة التى يكون تركيزها فيها عالياً إلى منطقة أخرى يكون تركيزها فيها منخفضاً بمعدل أسرع من العكس .

(٢) حجم ووزن المادة المنتشرة : تتناسب سرعة الانتشار تناسباً عكسياً مع حجم الوحدة المنتشرة (الذرات أو الجزيئات) ومع الوزن الذرى أو الجزيئى للمادة المنتشرة فمثلا تنتشر أيونات الايدروجين بمعدل أسرع من انتشار كل من الأوكسيجين وثانى أوكسيد الكربون ذلك لأن أيونات الايدروجين أصغر حجما من أيونات كل من الأوكسيجين وثانى أوكسيد الكربون. كما أن أيونات الكلور أسرع فى الانتشار من أيونات الحديد لأن الوزن الذرى الأولى (٣٥,٥) أصغر من الوزن الذرى للثانية (٥٥,٨) . وإذا تساوت الوحدات المنتشرة فى الحجم واختلفت فى الوزن فإن أثقلها وزناً أبطأها انتشاراً .

(٣) درجة الحرارة : تزداد الطاقة الحركية للوحدات المنتشرة برفع درجة الحرارة فيزداد معدل انتشارها . ذلك لأنه فى التفاعلات الكيماوية إذا رفعت درجة حرارة المواد المتفاعلة عشرة درجات مئوية فإن سرعة التفاعل الكيماوى تتضاعف أو تزيد إلى ثلاثة أمثال سرعتها الأولى ، أما فى التفاعلات الطبيعية ـ كالإنتشار ـ فإن رفع درجة الحرارة بنفس القيمة يزيد سرعتها ١,٢ إلى ١,٣ من سرعتها الأولى وتسمى هذه الزيادة بالمعامل الحرارى Temperature coefficient .

———

الباب الثالث

الأزموزية او الانتشار الغشائى للسوائل

Osmosis

كان Abbé Noliet عام ١٨٤٨ أول من لاحظ ظاهرة الأزموزية عندما ملأ مثانة خنزير بالكحول ثم ربط فوهتها وألقاها فى الماء فلاحظ انتفاخها بدرجة كبيرة قاربت الانفجار . وعندما أعاد التجربة بطريقة معكوسة بأن ملأ المثانة بالماء ثم وضعها بعد ربطها فى الكحول انكمشت المثانة بدرجة كبيرة . أهملت هذه النتائج زهاء القرن حتى أجرى Dutrochet تجاربه على الأزموزية فلاحظ أنه عندما ملأ المثانة بمحلول ملحى أو سكرى ووضعها فى الماء أن الماء ينتقل من الوسط الخارجى (الماء النقى) بمعدل أسرع من انتقاله من الداخل (المحلول الملحى أو السكرى) وترتب على ذلك ازدياد حجم المحلول فى المثانة محدثاً ضغطاً على الجدر الداخلية للمثانة . وحيث أن هذا الضغط نشأ عن دخول الماء إلى المحلول فقد أطلق عليه « الضغط الأزموزى للمحلول » ولا يقاس إلا عندما تحدث حالة الاتزان ويبطل دخول الماء إلى داخل الكيس .

ومما تجب ملاحظته أن الأزموزية لا يمكن مشاهدتها إلا إذا كان الكيس من الأغشية التى تنفذ المذيب بدرجة أكبر من المادة الذائبة .

والأغشية بالنسبة إلى قابلية إنفاذها للمواد تنقسم إلى ثلاثة أقسام :

ا — إذا سمح الغشاء لجزيئات المادة الذائبة والمذيب بالنفاذ خلاله سمى غشاء منفذاً Permeable membrane مثل ورق الترشيح .

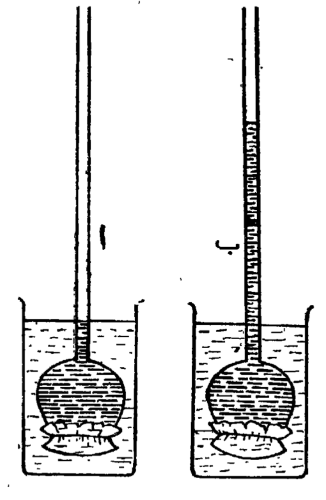
ب — إذا سمح الغشاء لجزيئات المذيب ولم يسمح لجزيئات المادة الذائبة بالنفاذ سمى الغشاء شبه منفذ Semi - permbeale membrane

حـ — أما إذا لم يسمح لجزيئاتهما بالنفاذ فإنه يصبح غير منفذ Impermeable membrane

ولا يجب عند وصف الغشاء ذكر نوع نفاذيته فقط ، فقد يكون الغشاء غير منفذ لمادة ولكنه منفذ لمادة أخرى . لذلك فإنه يجب عند وصف نفاذية الغشاء ذكر نوع المادة التى ينفذها أو لا ينفذها .

والأغشية منها ما هو طبيعى كالمثانة الحيوانية وجدر الخلية ومنها ما هو صناعى كورق السيلوفان والبارشمنت وغشاء الكلوديون .

وهناك أجهزة كثيرة تستعمل لقياس الأزموزية أبسطها قمع ثيسل المعروف Thistle-funnel ذى الساق الطويلة بعد أن يربط على فوهته قطعة من ورق السيلوفان ربطاً محكما (شكل ٧) وهناك أيضا كيس الكلوديون ويستخدم فى عمل الأزموسكوب Osmoscope بأن يملأ الكيس بمحلول ملحى أو سكرى ويغمر فى الماء بحيث يتساوى



(شكل ٧)

ا — فى مبدأ التجربة كان سطح المحلول داخل القمع مساو له فى الكأس
ب — بعد انتهاء التجربة ـ لاحظ ارتفاع المحلول وثباته فى القمع

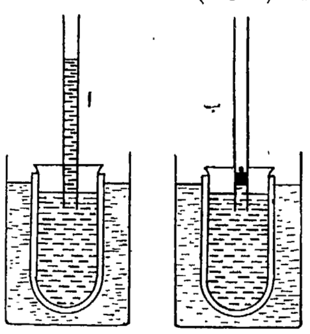
سطح المحلول فى الداخل مع سطح الماء فى الخارج بعد أن يكون قد ربط على فوهة الكيس أنبوبة زجاجية مفتوحة ثم يترك الكيس بعض الوقت فيشاهد ارتفاع السائل تدريجيا فى الساق الزجاجية حتى يأتى الوقت الذى يمتنع فيه السائل عن الارتفاع عندئذ يكون قد حدث الاتزان ويكون ثقل عمود السائل قد ضغط على سطح الغشاء الداخلى بقوة تساوى القوة التى يدخل بها الماء من الخارج وهى قوة الضغط الأزموزى للمحلول . ويلاحظ أن هذه الأغشية ليست شبه منفذة تماماً لأنه إذا تركت التجربة بعض الوقت فإن عمود الماء يهبط ثانية .

وأحسن الأغشية شبه المنفذة هو المصنوع من مادة حديدوسيانور النحاس لأنه يمنع السكريات والأملاح منعاً باتا من النفاذ خلاله ويحضر بتفاعل محلول حديدوسيانور البوتاسيوم مع محلول كبريتات النحاس . والعيب الوحيد لهذا الغشاء هو سهولة كسره وعدم تحمله الضغوط الأزموزية العالية ولكن أمكن التغلب على هذه الصعوبة بترسيب هذا الغشاء فى مسام إناء خزفى خاص . والطريقة أن يملأ الوعاء الخزفى بالماء حتى تتشرب جميع مسامه ثم يفرغ من الماء ويملأ بمحلول كبريتات النحاس (٢,٥ جم فى اللتر) ثم يغمر الوعاء إلى عنقه فى محلول من حديدوسيانور البوتاسيوم (٢ جم فى اللتر) ثم يترك كذلك لبضع ساعات . فعندما يتلاقى السائلان فى مسام الوعاء الخزفى يترسب الغشاء داخل المسام ويكون الغشاء رقيقاً ولكنه يتحمل ضغوطاً عالية نظراً إلى قوته التى اكتسبها من الوعاء الخزفى . بعد ذلك يغسل الوعاء غسلا جيداً ويملأ بالمحلول المراد قياس ضغطه الأزموزى وليكن محلولا سكريا مثلا ثم تسد فوهة الوعاء بسداد محكم من المطاط تخترقه أنبوبة زجاجية فإذا وضع الوعاء فى ماء نقى فإن الماء ينفذ إلى داخل الوعاء بمعدل أسرع من خروجه (خضوعا لقوانين الانتشار) ويستمر الارتفاع فى ساق القمع إلى أن يصل إلى نقطة يظل عندها ارتفاع العمود ثابتاً لمدة أيام عندئذ يكون ضغط عمود السائل مساويا للضغط الأزموزى لهذا المحلول السكرى المحضر . وقد أمكن بهذا الجهاز إثبات أن الضغط الأزموزى لأى محلول يتناسب طردياً مع درجة تركيزه والجدول الآتى يبين هذه العلاقة :

التركيز بالجرام فى كل ١٠٠ جم من الماء	الضغط الأزموزى (سم من الزئبق)	الضغط الأزموزى / التركيز
١	٥٢,٨	٥٣,٨
٢	١٠١,٦	٥٠,٨
٤	٢٠٨,٢	٥٢,٢
٦	٣٠٧,٥	٥١,٣

ويلاحظ من هذا الجدول أن النسب المبينة فى العمود الأخير ثابتة تقريبا مع التجاوز عن الخطأ التجريبى .

على أنه إذا وضع ثقل معادل لقوة الضغط الأزموزى للمحلول السكرى المستعمل فوق سطح السائل فى الأنبوبة المتصلة بالوعاء الخزفى فإن هـذا الثقل يمنع ارتفاع السائل فى الأنبوبة الزجاجية ، وعلى ضوء هذه التجربة فإنه يمكن تعريف الضغط الأزمورى بالضغط اللازم تسليطه على محلول ذو تركيز ما لمنع ازدياده فى الحجم نتيجة إنتقال الماء إليه . (شكل ٨)



(ب) (شـكل ٨) (ا)

(ا) ارتفع السائل فى الساق بقوة الضغط الأزموزى (ب) لم يرتفع السائل عندما وضع ثقل على سطح السائل فى الساق مساو لقوة الضغط الأزموزى للمحلول الداخلى فى مبدأ التجربة

أما إذا استعمل فى هذه التجربة غشاءً منفذاً لكل من جزيئات الماء والسكر فإن عمود السائل يرتفع ارتفاعا مبدئيا ثم لا يلبث أن ينخفض ليساوى سطحه فى الداخل سطح الماء فى الخارج . والسبب فى هذا الارتفاع المبدئى هو أن الطاقة الحركية لجزيئات الماء أكبر منها لجزيئات السكر فيكون انتقال جزيئات الماء للداخل أسرع من انتقال جزيئات السكر إلى الخارج ، ولكن بمضى الوقت وبتسرب جزيئات السكر تدريجيا إلى الخارج يتساوى تركيزها فى الداخل والخارج وتتلاشى الزيادة الطارئة فى حجم المحلول وينخفض سطحه إلى وضعه الطبيعى .

وحيث أن قيمة الضغط الأزموزى تتوقف على عدد الدقائق الموجودة فى حجم معين من المحلول فإن الضغط الازموزى للمحلول الغروى يكون أقل من الضغط الازموزى للمحلول الحقيقى من سكر القصب بفرض تساوى درجة تركيز المحلولين السابقين . كذلك فإن قيمة الضغط الازموزى للمحلول السكرى تكون أقل منها فى حالة محلول كلورور الصوديوم بفرض تساوى تركيزهما كذلك .

وتفسير ذلك أنه فى حالة المحلول الغروى تتركب دقائقه من تجمع عدد كبير من جزيئات المادة . فلو فرضنا أن عدد جزيئات المحلول كانت ١٠٠ جزىء قبل أن يكون غرويا . وأنه لكى يكون غرويا يجب أن تتجمع كل عشرة جزيئات لتصبح دقيقة غروية فإن المحلول الغروى الناتج يحتوى على عشرة دقائق فى حين أن المحلول السكرى لا يزال يحتوى على ١٠٠ جزىء لأن له نفس التركيز . أما فى حالة محلول كلورور الصوديوم فنظراً لأنه محلول الكتروليتى فإن جزيئاته لا تبقى على حالتها الطبيعية كما فى محلول السكر بل تتأين فى المحلول ويكون التأين بمعدل ٧٥٪ وعلى ذلك يصبح عدد الدقائق فى محلول كلورور الصوديوم المساوى للمحلولين السابقين فى التركيز ١٧٥ دقيقة وهذا هو السبب فى ارتفاع قيمة الضغط الازموزى للمحاليل الحقيقية المتأينة عن المحاليل الأخرى غير المتأينة والغروية .

وإذا أذيب الوزن الجزيئى لمادة غير متأينة فى لتر من الماء أعطت ضغطا أزموزيا قدره ٢٢,٤ ضغطا جويا فى درجة الصفر المئوى تماما كما فى حالة الغازات فإن الوزن

الجزيئ لأى غاز فى درجة الصفر وتحت الضغط الجوى العادى يشغل حيزاً قدره ٢٢,٤ لتراً فإذا ضغط هذا الغاز ليشغل حيزاً قدره لتراً واحداً فإن ضغطه يزداد إلى ٢٢,٤ ضغطا جويا .

أما فى حالة المحاليل المتأينة كما فى حالة محلول كلورور الصوديوم السابق الإشارة إليه فإن ضغطه الازموزى يصبح ٢٢,٤ × ١,٧٥ = ٣٩,٢ ضغطا جويا .

ويمكن قياس الضغط الازموزى لأى محلول بطريقة قياس ارتفاع عمود الماء (أو الزئبق) وتحويله إلى ضغوط جوية . إلا أن هذه الطريقة من الدقة بحيث تحتاج إلى احتياطات خاصة واختبارات دقيقة لمرونة الغشاء . لذلك رؤى الاستعاضة عنها بتقدير قيمة الضغط الازموزى للمحاليل بطرق طبيعية وهى ارتفاع درجة غليانها وانخفاض درجة تجمدها . فإذا علمنا أن قيمة خفض درجة التجمد لمحلول جزيئى لمادة غير متأينة هو ١,٨٦ درجة مئوية ، وأن الضغط الازموزى لهذا المحلول يعادل ٢٢,٤ ضغطا جويا ، أصبح من السهل إيجاد العلاقة بين خفض درجة التجمد والضغط الازموزى

$$\text{وعلى ذلك فالضغط الازموزى} = \frac{\text{٢٢,٤} \times \text{قيمة الخفض فى درجة التجمد}}{\text{١,٨٦}}$$



الباب الرابع

الخلية النباتية وعلاقتها بالماء

The Water Relations and Plant Cell.

أهمية الماء للنبات :

يعتبر الماء من أهم مكونات النبات لأنه أساسى فى تكوين البروتوبلازم وهو المادة الحية الأساسية فى جميع الكائنات الحية وتتضح أهميته من دراسة النقط الآتية :

١ — يكوّن الماء الطور الناثر الذى تنتثر فيه الدقائق المادية التى يتكون منها البروتوبلازم فإذا انعدم الماء جف البروتوبلازم ووقفت جميع العمليات الطبيعية والكيماوية والحيوية التى تنتج عنها ظاهرة الحياة .

٢ — يدخل الماء فى تركيب جسم النبات بنسب تختلف باختلاف النبات وباختلاف أجزائها فقد تصل نسبته إلى ٩٥ ٪ من الوزن الرطب Fresh weight فى الأجزاء الغضة العصارية . وفى مواضع التخزين كالسوق والجذور الدرنية من ٦٥ — ٧٠ ٪ وفى الأجزاء الخشبية كالسوق من ٤٥ — ٥٠ ٪ . أما فى البذور الجافه فلا تتعدى نسبته ١٢ ٪

٣ — الماء ضرورى لتكوين جزىء الكربوإيدرات فى النبات نتيجة لعملية التمثيل الكربونى. فباتحاد الماء مع ثانى أكسيد الكربون ومع وجود المادة الخضراء وبمساعدة الطاقة المستمدة من ضوء الشمس يبنى النبات المركبات الكربوإيدراتية .

٤ — الماء ضرورى لإتمام كثير من العمليات الكيماوية التى تحدث داخل الخلية والتى تقوم بها الإنزيمات . فإنزيم الإنفرتيز مثلا يلزمه جزىء من الماء لكى يحلل سكر القصب إلى الجلوكوز والفركتوز طبقاً للمعادلة :

$ك_{١٢}يد_{٢٢}أ_{١١} + يد_{٢}أ \longrightarrow ك_{٦}يد_{١٢}أ_{٦}$ (جلوكوز) $+ ك_{٦}يد_{١٢}أ_{٦}$ (فركتوز)

٥ — الماء هو الوسط الوحيد الذى تذاب فيه الأملاح التى يمتصها النبات لإستعمالها فى بناء جسمه وكذلك تذاب فيه جميع المواد التى تنتقل فى النبات من خلية إلى أخرى، ولا بد للنبات من كميات وافرة منه لكى يؤدى وظائفه ولا بد لذلك من أن تصل نسبته فى النبات إلى درجة التشبع .

٦ — وهو ضرورى للأجزاء الغضة الحديثة الخالية من الأنسجة الدعامية كأطراف السيقان والجذور الحديثة فإذا ما دخل الماء إلى خلاياها امتلأت فجواتها العصارية وتزندت واستقامت جدرها فإذا منع الماء عنها تراخت أطرافها وانحنت لفقد الماء .

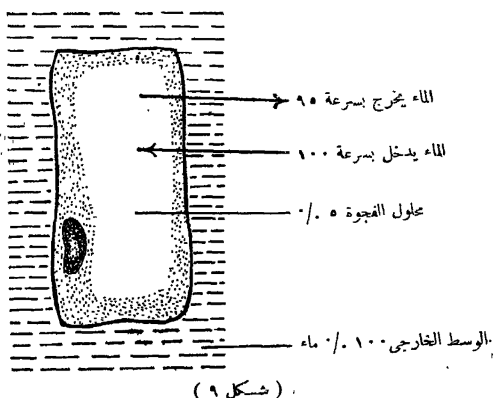
٧ — ونظراً لأن الغازات قابلة للذوبان فى الماء فإنها تدخل النبات وتخرج منه بسهولة عن طريق الماء الذى تمتصه جدر الخلايا السيليولوزية ، وذلك فى النباتات المائية بنوع خاص .

علاقة الخلية بالماء :

قدمنا أن الخلية النباتية تحتوى على فجوة عصارية كبيرة مملوءة بمحلول من الماء وبعض المواد الذائبة كالسكريات والأملاح والأحماض العضوية مما يجعل لمحلول الفجوة ضغطاً أزموزيا تختلف قيمته باختلاف كمية ونوع المواد الذائبة فيه .

ولكى تتصور علاقة الخلية بالماء أو بالوسط الخارجى نفرض أن هناك خلية منفردة وأن هذه الخلية موضوعة فى سائل ما ـ هذا السائل إما أن يكون ماء نقياً أو محلولا مخففاً من الذائبات أقل تركيزاً من العصير الخلوى للفجوة ويسمى المحلول فى هذه الحالة بالمحلول ناقص التركيز أو ناقص الأزموزية Hypotonic أما إذا كان المحلول الخارجى أكثر تركيزاً من العصير الخلوى للفجوة سمى المحلول زائد التركيز أو زائد الأزموزية Hypertonic أما إذا تساوى تركيز المحلول الخارجى وتركيز العصير الخلوى سمى المحلول سوى التركيز أو سوى الأزموزية Isotonic

ولنفرض الآن أن الخلية موضوعة فى ماء نقى وأن الغشاء البروتوبلازمى للخلية شبه منفذ حقيقى . هذا الغشاء البروتوبلازمى شبه المنفذ يفصل بين محلولين : أولهما الفجوة ومحلولها أكثر تركيزاً من الوسط الخارجى (الماء النقى) وثانيهما الماء النقى وهو ناقص التركيز بالنسبة لمحلول الفجوة . وعلى ذلك فكل ما يدخل الخلية إلى الفجوة أو كل ما يخرج منها لا بد أن يمر على الغشاء البروتوبلازمى شبه المنفذ . تظل المواد الذائبة فى الفجوة باقية داخل الخلية لأن الغشاء البروتوبلازمى لا يسمح لها بالنفاذ إلى الخارج ولكنه يسمح لماء الفجوة بالنفاذ إلى الخارج كما يسمح للماء النقى بالوسط الخارجى بالنفاذ إلى داخل الفجوة . ولما كان تركيز الماء فى الخارج (١٠٠ ٪) أعلا منه فى الداخل (أقل من ١٠٠ ٪) فإن سرعة دخول الماء إلى الخلية تكون أكبر من سرعة خروجه منها طبقاً لقوانين الإنتشار ، ويترتب على ذلك زيادة حجم الفجوة العصارية نتيجة لدخول الماء اليها فيتخفف العصير الخلوى وتضغط الفجوة العصارية التى ازدادت فى الحجم على الغشاء البروتوبلازمى فيتمدد ويستمر فى التمدد



(شكل ٩)

خلية نباتية موضوعة فى الماء

لاحظ أن الماء يدخل الخلية بمعدل أسرع من خروجه

حتى يلامس الجدار الخلوى فى النهاية ويضغط عليه . ولما كانت قابلية الجدار الخلوى للتمدد محدودة نظراً لقلة مرونته فإنه يضغط بدوره على الغشاء البروتوبلازمى ويعيق تمدده (شكل ٩) .

ويمكن تشبيه جدار الخلية الخلوى وغشائها البروتوبلازمى مع الفجوة بكرة القدم . فللكرة غلاف خارجى وقابليته للتمدد محدودة لأنه مصنوع من الجلد ويقابل الجدار الخلوى فى مثلنا ، والأنبوبة الداخلية وقابليتها للتمدد غير محدودة لأنها مصنوعة من المطاط ، وتقابل فى مثلنا الغشاء البروتوبلازمى . أما الهواء الموجود داخل أنبوبة المطاط الداخلية فيمثل العصير الخلوى الموجود فى داخل الخلية ، والهواء الذى يضغط فى هذه الأنبوبة الداخلية يمثل الماء الذى ينتشر إلى داخل الخلية ويزيد من حجمها إذا وضعت فى الماء النقى . وعلى ذلك فعندما يدفع الهواء إلى داخل الأنبوبة الداخلية فإنها تكون قبل دفعه غير ملاصقة للغلاف الخارجى وبعد دفعه تأخذ فى التمدد إلى أن تلامس الغلاف الخارجى فتضغط عليه ويضغط عليها ويحد من تمددها .

نعود الآن إلى الخلية التى دخل اليها الماء فتمدد الغشاء البروتوبلازمى حتى لامس الجدار الخلوى وضغط عليه . فلو كان هذا الجدار الخلوى ضعيفاً فإنه يتمزق أو ينفجر . كما يحدث عند وضع نبات من النباتات التى تعيش فى الماء المالح فى ماء عذب أو مقطر . أما إذا كان متيناً كما هى الحال فى النباتات الأرضية فإنه يقاوم الضغط الحادث من ضغط الغشاء البروتوبلامى وكذلك يقاوم زيادة حجم السائل ويترتب على ذلك عدم دخول الماء إلى الخلية أكثر من ذلك وتكون قد امتصت من الماء أقصى ما يمكنها أن تمتصه .

وتعرف الخلية فى هذه الحالة بأنها منتفخة Turgid ويسمى ضغط الجدار عند الوصول إلى هذه الحالة بضغط الجدار Wall pressure

ومما تجب ملاحظته أنه عند الوصول إلى حالة الانتفاخ هذه يكون هناك ضغطان متضادان ومتعادلان . فهناك الضغط الأزموزى للعصير الخلوى الذى يعمل على

اجتذاب الماء من الخارج، وهناك ضغط الجدار الذى يحد من تمدد الجدار البروتوبلازمى الذى يعمل على عدم ادخال الماء إلى داخل الخلية .

ويلاحظ أن الماء لم يدخل الخلية بقوة الضغط الأزموزى الابتدائى لعصير الفجوة ولم يدخل بقوة الضغط الأزموزى النهائى لها ، بل الواقع أنه دخل الخلية بقوة تساوى الفرق بين الضغطين ، وتعرف هذه القوة بقوة الامتصاص Suction force.

وفيما يلى مثلا عددياً يبين قيمة هذه الضغوط :

إذا كان الضغط الأزموزى للعصير الخلوى للخلية فى أول الأمر وقبل وضعها فى الماء النقى مساوياً ١٠ ضغوط جوية فعند وضع هذه الخلية فى الماء فإنه يأخذ فى الانتشار خلال أغشية الخلية إلى الداخل فيترتب على ذلك زيادة حجم الفجوة العصارية وينقص تركيزها وبالتالى ينقص ضغطها الأزموزى . تستمر هذه الزيادة فى حجم الفجوة مع نقص فى ضغطها الأزموزى حتى تصل الخلية إلى حالة الامتلاء أو الانتفاخ . ولنفرض أن ضغطها الأزموى قد أصبح ٨ ضغوط جوية بعد أن كان ١٠ ، فعند ذلك يكون ضغط الجدار الخلوى يساوى ٨ ضغوط جوية وهى نفس قيمة الضغط الأزموزى الجديد للعصير الخلوى .

من ذلك يتضح أنه عندما وصلت الخلية إلى هذه الحالة من الاتزان لم يصبح تركيز عصيرها الخلوى مساوياً لتركيز الوسط الخارجى لأنه لم يزل للخلية ضغط أزموزى ولم يزل الوسط الخارجى ماء وإنما يرجع سبب وقف دخول الماء إلى الخلية بالرغم من عدم تساوى التركيزات فى الداخل والخارج إلى سببين : أولهما خاصية الغشاء البروتوبلازمى شبه المنفذ فلا يسمح لذائبات الفجوة بالنفاذ ، وثانيهما تعادل الضغط الأزموزى للعصير الخلوى عند الاتزان مع ضغط الجدار للخلية أى إلى تعادل الضغوط المتعارضة فى الخلية . وتكون قوة الامتصاص ـ وهى القوة التى دخل بها الماء إلى الخلية ـ مساوية للفرق بين الضغط الأزموزى الابتدائى للفجوة والضغط الأزموزى النهائى أى أن :

قوة الإمتصاص = ١٠ — ٨

= ٢ ضغط جوى

فإذا رمزنا لقوة الامتصاص بالرمز ص وللضغط الأزموزى للعصير الخلوى بالرمز صه وللضغط الجدارى بالرمز حـ فإن :

ص = صه — حـ

وفى حالة انتفاخ الخلية تصبح ص = صفر أى أن صه = حـ

هذا هو سلوك الخلية إذا كان الوسط الخارجى ماء نقياً . أما إذا كان الوسط الخارجى محلولا له ضغط أزموزى معين وليكن ضغطاً جوياً واحداً ورمزنا له بالرمز صهَ فإن هذا الضغط الأزموزى الجديد للمحلول الخارجى يعمل مع الضغط الجدارى فى مقاومة دخول الماء إلى الخلية وعلى ذلك يكون :

ص = صه — (حـ + صهَ)

= صه — حـ — صهَ

وبالتعويض فى المعادلة الأخيرة بالقيم العددية لهذه الضغوط يكون :

قوة الامتصاص = ١٠ — ٨ — ١

= ١ ضغطاً جوياً واحداً .

أى أن الخلية لا زالت قادرة على جلب الماء من الوسط الجارجى لأن قوة امتصاصها ما زالت موجبة .

عند بلوغ الخلية حالة الاتزان أى عند تمام امتلائها أو انتفاخها أى عند وقف دخول الماء فإن قوة الامتصاص تساوى صفراً من الضغوط الجوية أى أن :

صفر = صه — حـ — صهَ

أو صه = حـ + صهَ

أى أنه عند الوصول إلى حالة الاتزان يكون الضغط الأزموزى للخلية مساويا للضغط الجدارى لها زائداً الضغط الأزموزى للمحلول الخارجى .

ولبيان ذلك نفرض أن الضغط الأزموزى للخلية قبل وضعها فى المحلول كان ١٥ ضغطاً جوياً وأن ضغطها الجدارى كان ضغطين جويين وأنها وضعت فى محلول ضغطه الأزموزى يساوى ٩ ضغوط جوية .

∴ قوة الامتصاص = الضغط الأزموزى الابتدائى — الضغط الجدارى — الضغط الأزموزى للمحلول الخارجى

أى أن ص = ضه — جـ — ضه َ

= ١٥ — ٢ — ٩

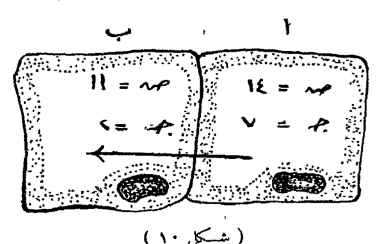
= ٤ ضغوط جوية

وعند الاتزان يكون ضه = جـ + ضه َ

أى ١٥ = جـ + ٩

∴ جـ = ١٥ — ٩ = ٦ ضغوط جوية

ولكى نوضح أن امتصاص الخلية للماء إنما يتوقف على قوة امتصاصها وليس على قيمة ضغطها الأزموزى، نتصور خليتين ا ، ب وضعتا بحيث تتلاصق جدرهما فيسهل تبادل الماء بينهما وكانت قيمة الضغط الأزموزى للخلية ا = ١٤ ضغطاً جوياً فى حين كان ضغطها الجدارى = ٧ ضغوط جوية . أما الخلية ب فكان ضغطها الأزموزى والجدارى ١١ ، ٢ ضغطاً جوياً على الترتيب (شكل ١٠) .



(شكل ١٠)

ويبين خليتين متجاورتين ويمثل السهم اتجاه الماء من الخلية (ا) إلى الخلية (ب)

فلكى نعرف أى الخليتين تمتص ماءً من الأخرى نقدر قوة الامتصاص لكل منهما :

ص (للخلية ١) = ١٤ — ٧ = ٧ ضغطاً جوياً .

ص (للخلية ب) = ١١ — ٢ = ٩ ضغطاً جوياً .

فبالرغم من أن الخلية (١) كان ضغطها الأزموزى أعلى من الضغط الأزموزى للخلية (ب) إلا أن قوة الامتصاص للخلية (ب) أكبر منها للخلية (١) ومعنى هذا أن ينتقل من الخلية (١) إلى الخلية (ب) وليس كما يبدو من أول وهلة من أن الماء ينتقل من الخلية (ب) إلى الخلية (١) اعتماداً على أن الضغط الأزموزى للخلية (١) أعلى منه للخلية (ب).

أما إذا غمست الخلية فى محلول تركيزه أو ضغطه الأزموزى أكبر من الضغط الأزموزى للعصير الخلوى للخلية ، فإن الخلية لا تتوقف فقط عن امتصاص الماء بل إنها تفقد من ماء عصارتها الخلوية ماء البروتوبلازم فإذا فرضنا وكان الضغط الأزموزى للخلية ٨ ضغطاً جوياً وأنها وضعت فى محلول ضغطه الأزموزى ١٤ ضغطاً جوياً فإن الماء يخرج من الخلية فينكمش البروتوبلازم ويقل ضغط الجدار الخلوى عليه حتى ينعدم كلية وتصبح حـ فى المعادلة السابقة = صفر .

ص = ٨ — صفر — ١٤

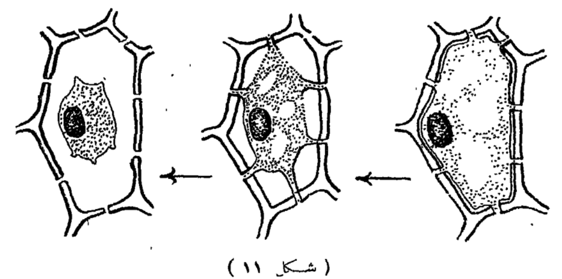
= — ٦ ضغطاً جوياً .

أى أن للخلية قوية امتصاص سالبة ومعنى ذلك أن الماء يخرج من الخلية إلى الوسط الخارجى ويترتب على ذلك أن ينتقص حجم العصير الخلوى ويزداد تركيزه أى يزداد ضغطه الأزموزى وينكمش البروتوبلازم وتكون الخلية فى هذه الحالة مرتخية Flaccid

فإذا ما استمر الماء فى الخروج من الخلية بعد الوصول إلى حالة الارتخاء فإن الجدار البروتوبلازمى يساير هذا النقص فى الماء لمرونته فيأخذ فى الانفصال التدريجى عن جدار الخلية ـ الذى لا يكاد يتأثر من هذه الحالة ـ ويكون انفصال الغشاء

البروتوبلازمى عن الجدار الخلوى إما جزئياً أو كلياً حسب درجة تركيز المحلول الخارجى. وعند الوصول إلى هذه الحالة تعتبر الخلية فى حالة بلزمة Plasmolysis

وإذا كانت حالة الخلية قد وصلت إلى درجة شديدة من البلزمة أدت إلى انفصال البروتوبلازم انفصالا كلياً عن الجدار الخلوى وتكوره حول الفجوة أدى ذلك إلى تقطع خيوط البلازمودزما التى تصل ما بين بروتوبلازم الخلايا وبعضها (شكل ١١).



(شكل ١١)

طريقة حدوث البلزمة ــ الخلية الأولى فى حالة طبيعية ــ الخلية الثانية ابتدأت فيها البلزمة . لاحظ انكماش السيتوبلازم وانفصاله عن الجدار الخلوى ــ الخلية الثالثة حدثت لها بلزمة شديدة فتقطعت خيوط البلازمودزيا

أما إذا أعيدت الخلية المبلزمة إلى الماء النقى فإن الخلية تأخذ فى استرداد حالتها الأولى وتستعيد امتلاءها تدريجياً نتيجة لدخول الماء فيزداد حجم العصير الخلوى ويأخذ الغشاء البروتوبلازمى وضعه الطبيعى ، وكثيراً ما يعبر عن أولى خطوات امتصاص الخلية المبلزمة للماء بشفاء البلزمة Deplasmolysis

وإذا وضعت خلايا النبات فى محلول تركيزه أعلا قليلا من تركيز الفجوة العصارية فإنها تتبلزم وتبقى مبلزمة مدة من الزمن تطول أو تقصر حسب الفرق من الضغطين الازموزيين للفجوة وللمحلول الخارجى . على أنه خلال هذه الفترة تتمكن بعض الذائبات من النفاذ من المحلول الخارجى إلى داخل الخلية (نظرا لأن الغشاء

البلازمى يسمح بدخول هذه الذائبات ببطء) فينتج عن ذلك ازدياد الضغط الأزموزى بداخل الخلية و نقصه فى المحلول الخارجى ؛ و بناء على ذلك تبدأ الخلية فى استعادة بعض ما فقدته من الماء و تشفى من البلزمة .

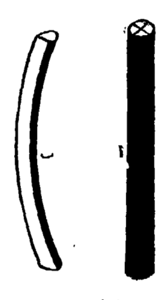
فإذا كان الضغط الأزموزى للمحلول المحيط بالخلية أعلا كثيراً من الضغط الأزموزى للفجوة العصارية فى خلايا النبات فإن البلزمة تحدث ، وتحاول الخلية زيادة ضغطها الأزموزى الداخلى بكل الطرق و لكنها تموت قبل أن تتمكن من موازنة الضغطين للتمكن من استعادة مائها . ويعزى موت الخلية لفقد البروتوبلازم لمائه و بقائه على هذه الحالة مدة طويلة .

طرق تقدير قوة الامتصاص :

يستعمل لذلك طرق كثيرة أبسطها هو غمر قطع أو شرائح من النبات المطلوب معرفة قوة امتصاصه فى محلول من سكر القصب معروف ضغطه الأزموزى . ويدل التغير فى حجم أو وزن النبات بالزيادة أو بالنقص على قوة الامتصاص لخلاياه فتكون قوة الامتصاص مساوية لقيمة الضغط الأزموزى للمحلول السكرى الذى لا يغير من حجم أو وزن النبات عند وضعه فيه مدة كافية . وواضح أن ص (قوة الامتصاص) فى مثل هذا المحلول تكون مساوية للصفر . واتضح من أبحاث Stiles and Jorgensen أن محلول ¼ جزيئى من سكر القصب لم يغير من وزن أقراص درنات البطاطس عند وضعها فيه مدة كافية وعلى ذلك تكون قوة الامتصاص لخلايا البطاطس مساوية ٦,٥ ضغطاً جوياً . وعندما استعملت أقراص جذور الجزر وجد أن قوة امتصاصها تعادل ١٧ ضغطاً جوياً .

وهناك طريقة أخرى تسمى طريقة الانحناء Tissue tension وتتلخص فى احضار سلاميات أو أعناق أوراق النبات المراد تقدير قوة الإمتصاص لخلاياه ويستحسن أن تكون السلاميات المأخوذة من أطراف النبات حتى لا يكون قد تكون بها أنسجة دعامية تجعل انحناءها صعباً ، وكذلك الحال فى الأعناق التى يجب

أن تؤخذ من أوراق حديثة التكوين . وقبل قطع هذه الأجزاء النباتية طولياً (سواء كانت سلاميات أو أعناق أو أوراق) نلاحظ أن خلايا البشرة فيها مشدودة نتيجة لضغط خلايا القشرة والنخاع عليها من الداخل. أما عند قطعها طولياً لإلقائها فى محاليل مختلفة الأزموزية فإننا نلاحظ انكماش خلايا البشرة وانبساط خلايا النخاع فتتقوس القطعة إلى الخارج أى إلى جهة البشرة التى تكون فى الجهة المقعرة والنخاع فى الجهة المحدبة (شكل ١٢) . وإذا وضعت بعض هذه القطع فى ماء نقى فإن الخلايا المعرضة من النخاع سرعان ما تمتص الماء بقوة الامتصاص فيزداد حجمها ويزداد تبعاً لذلك تقوس القطع فى نفس الاتجاه . أما عند وضع القطع فى محلول زائد الأزموزية فإن خلايا النخاع تفقد الكثير من مائها نتيجة لخروجه إلى المحلول الخارجى فينقص حجمها ويقل انحناء القطع بل وربما انعكس الانحناء ، مع ملاحظة أنه فى كلتا الحالتين يظل حجم خلايا البشرة ثابتاً لأنها لا تمتص ولا تفقد الماء نظراً لأن خلاياها مغطاة بطبقة عازلة تمنع تسرب أو دخول الماء اليها .

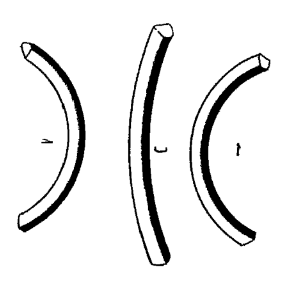


(شكل ١٢)
(ا) سلامية النبات قبل قطعها
(ب) قطعة من السلامية — لاحظ الانحناء الحادث جهة البشرة المظللة

وتكون قيمة قوة الإمتصاص مساوية لقيمة الضغط الأزموزى للمحلول الذى لا يتغير فيه شكل الشرائح النباتية إذا وضعت فيه مدة كافية (شكل ١٣) .

ومن بين الطرق المستعملة طريقة مبنية على قياس طول شريحة النسيج النباتى المستعمل وذلك بأن يوضع النسيج النباتى فى زيت البارافين لحفظه بدون تغير لبضع ساعات . ثم تحضر جملة محاليل مختلفة التركيز من سكر القصب وتوضع فى أطباق مناسبة ويقطع النسيج النباتى إلى شرائح مناسبة وتقاس أطوالها تحت سطح البارافين ثم يزال البارافين بسرعة من على الشرائح بقطعة من ورق الترشيح وتلقى الشرائح فى

المحاليل السكرية المحضرة وتترك فيها لمدة ساعة ونصف تقريباً يقاس بعدها طول الشرائح وهى فى المحلول السكرى . وعلى ذلك تكون قوة الامتصاص لخلايا النسيج مساوية لقيمة الضغط الأزموزى للمحلول الذى لا يغير من طول الشرائح المستعملة .



(شكل ١٣)

القطعة الأولى ا وضعت فى محلول ناقص التركيز — زاد الانحناء جهة البشرة
القطعة الثانية ب وضعت فى محلول سوى التركيز — لم يتغير شكلها
القطعة الثالثة ﺟ وضعت فى محلول زائد التركيز — انحنت جهة النخاع

العوامل التى تؤثر فى قيمة الضغط الازموزى للخلية النباتية :

١ — البيئة التى ينمو فيها النبات : من المعروف أن الضغط الأزموزى للخلية يتغير بتغير الوسط الخارجى الذى يعيش فيه النبات . فقد أنمى Roberts (١٩١٦) جذور نباتات الفجل فى محاليل سكرية مختلفة التركيز ومتزايدة من تركيز ٠٢, إلى ٦٥, جزيئى ولاحظ أن الضغط الأزموزى للعصير الخلوى للشعيرة الجذرية يتزايد بتزايد تركيز المحلول السكرى الخارجى . ولاحظ Harris & Pascoe (١٩٣٠) أن الضغط الأزموزى للعصير الخلوى لخلايا القطن يزداد بزيادة تركيز محلول التربة . وليس من المعروف بالضبط سبب هذه الزيادة ، وهل ترجع إلى تسرب بعض الذائبات من الوسط الخارجى إلى الخلية فتزيد من قيمة ضغط عصيرها الأزموزى أو

إلى تحلل بعض مواد غير أزموزية إلى مواد ذات ضغط أزموزى فى داخل الخلايا ، الأمر الذى يزيد من ضغطها الازموزى بصفة عامة .

٢ — نوع النبات : فى العادة يكون الضغط الأزموزى للعصير الخلوى لخلايا الأشجار والشجيرات أعلا منه فى الأعشاب والحوليات . والجدول الآتى من نتائج Harris & Laurence (١٩١٦) ويمثل الضغوط الأزموزية للعصير الخلوى للنباتات المختلفة .

نوع النبـــات	الضغط الأزموزى للعصير الخلوى مقدراً بالضغوط الجوية .
أشجار وشجيرات	٢٨,١٠
نصف شجيرات ونباتات قزمية	٢١,٤٥
أعشاب	١٦,٣٥
حوليات	١٤,٧٣

ومن نتائج أخرى لاحظ Harris ومساعدوه (١٩١٧ - ١٩٢١) أن الضغط الأزموزى لأوراق النباتات الخشبية أعلا منه فى أوراق النباتات العشبية .

وقد درست العلاقة بين العائل والطفيل من جهة الضغوط الأزموزية لخلايا كل منهما ووجد أن الضغط الأزموزى لخلايا الطفيل دائماً أعلا فى قيمتها من الضغط الأزموزى لخلايا العائل .

٣ — وضع الخلية بالنسبة إلى النبات : لاحظ Dixon (١٩١٤) أن الضغط الأزموزى للعصير الخلوى لخلايا أوراق نبات الوستريا *Wistaria* التى على ارتفاع ثلاثة أقدام من سطح الأرض كان ٥,٢٥ ضغطاً جوياً بينما بلغ ٦,٦١ ضغطاً جوياً للأوراق التى على ارتفاع ٢٧ قدما . وعلى العموم يمكن القول بانه كلما كان وضع الورقة على النبات فى مستوى أعلى زاد الضغط الأزموزى لعصيرها الخلوى عن الأوراق

التى فى مستوى أوطأ . والجدول المبين بعد يبين بعض النتائج التى حصل عليها Harris, Gortner and Laurence

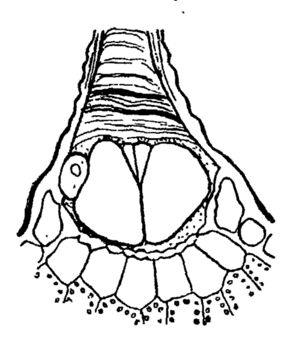
اسم النبات	الارتفاع بالقدم	الضغط الأزموزى بالضغوط الجوية
Betula lutea	١١	١٢,٦٣
	٢٥	١٤,١١
	٣٩	١٥,١٢
	٥٢	١٦,١٠
Fagus grandifolia	١٩	١٧,٣٢
	٦٤	٢١,٩٢

٤ — عمر الخلية النباتية : يمكن القول بأن الأوراق المسنة ذات ضغوط أزموزية أعلا من الأوراق الحديثة التكوين كما أوضح ذلك Dixon (١٩١٢) وغيره .

٥ — وقت أخذ العينة : فى العادة يكون الضغط الأزموزى لعصير الخلايا منخفضاً جداً فى الصباح الباكر ويستمر فى الزيادة حتى يصل إلى أقصاه بعد الظهر ثم يأخذ فى الانخفاض التدريجى حتى الصباح التالى ، ويعزى هذا التغير فى قيمة الضغط الأزموزى لخلايا النبات إلى التغير فى محتواها السكرى أثناء ساعات النهار المختلفة . فنلاحظ أن أقل نسبة من السكر توجد فى الأوراق فى الصباح الباكر وقبل شروق الشمس ويقابل ذلك أقل ضغط أزموزى للخلايا ، ويزداد محتوى الأوراق السكرى بتقدم ساعات النهار بزيادة معدل عملية التمثيل الكربونى ، حتى يصل إلى أقصاه حوالى الساعة الثانية ظهراً فيصل الضغط الأزموزى للخلايا أقصاه ثم يأخذ محتوى الأوراق السكرى فى التناقص لتناقص معدل عملية التمثيل ويصحب ذلك نقص فى قيمة الضغط الأزموزى للخلايا حتى الصباح التالى .

امتصاص النبات للماء

يمتص النبات الماء بصفة عامة عن طريق مجموعه الجذرى من التربة . غير أن هناك بعض نباتات قليلة مثل اليهق *Diplotaxis* والعليق *Convolvulus* وغيرها يمكنها أن تمتص الماء بواسطة أعضائها الهوائية (شكل ١٤) غير أن هذا المصدر لا يعول عليه النبات كثيراً فى أخذ ما يكفيه من الماء ، لذلك يأخذ أغلب احتياجاته منه عن طريق مجموعة الجذرى من التربة مثل غيره من النباتات .



(شكل ١٤)
شعيرة لامتصاص الماء فى نبات اليهق
(لاحظ رقة الخلايا المجاورة لقاعدة الشعيرة وهى التى تقوم بامتصاص الماء)

وتمتص النباتات المائية الماء من جميع أجزاء جسمها المغمورة فيه كالأوراق والسوق وليس لجذورها أى فائدة تذكر فى الامتصاص ، وتكون وظيفتها هى التثبيت وتصبح كمركز ثقل للنباتات تجعلها فى وضع رأسى لتقاوم التيارات المائية التى تحاول جرفها .

بعض النباتات المتسلقة كنبات الأيفى *Hedra helix* والأميلوبسس تتكون لها جذور عرضية على سوقها المتسلقة وتتغلغل هــــذه الجذور فى شقوق الدعامات

والجدران وتمتص ما قد يتراكم من ماء الأمطار فيها علاوة على تثبيت هذه النباتات بالدعامات أو الجدران (شكل ١٥) .

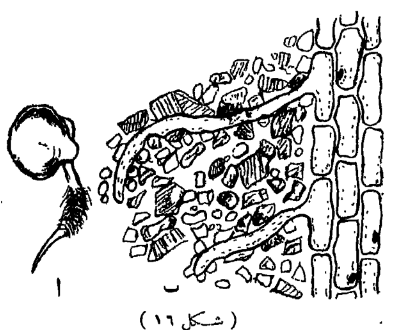
وتكون أطراف الجذور مناطق الامتصاص الكبرى فى النبات نظراً لأن جدر خلايا بشرتها خالية من المواد الشمعية والفلينية والكيوتينية التى تعوق امتصاص الماء .



(شكل ١٥)

ا — نبات الأيفى ، ب — نبات الاميلوبسس

(لاحظ الجذور العرضية على الساق المتسلقة والتى تمتص مياه الأمطار) .



(شكل ١٦)

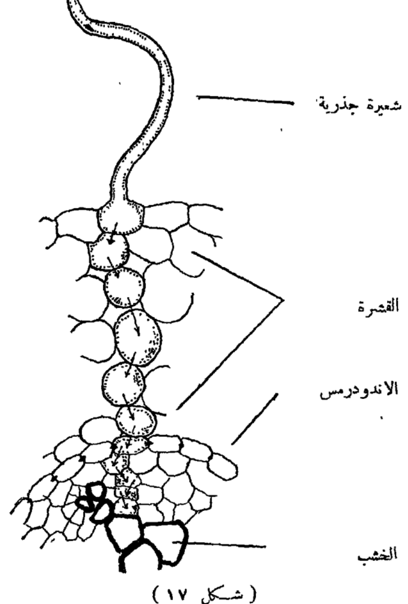
ا — بادرة وبها منطقة الشعيرات الجذرية

ب — تغلغل الشعيرات الجذرية بين جزيئات التربة

ونظراً لرقة جدرها فانها تصبح بذلك طريق دخول الماء إلى النبات . وزيادة فى تعريض أكبر سطح ممكن من البشرة للامتصاص فان بعض جدر هذه الخلايا تستطيل لتكون الشعيرات الجذرية Root hairs وبذا تتغلغل فى التربة ويزيد السطح المعرض من الجذر للامتصاص (شكل ١٦) .

امتصاص الماء بواسطة الجذور :

إذا عملنا قطاعا عرضيا فى جذر حديث فى منطقة الامتصاص (شكل ١٧) وفحصنا



(شكل ١٧)

قطاع عرضى فى جذر فى منطقة الامتصاص . تشير الأسهم إلى طريق الماء من التربة إلى أوعية الخشب (عن برستلى)

هذا القطاع لنرى الأنسجة المختلفة التي يجب أن يخترقها الماء الذي يتحرك من التربة إلى أوعية الخشب لوجدنا أن أولى طبقاته من الخارج هي طبقة البشرة Epidermis وتكوّن اسطوانة تغلف الجذر سمكها خلية واحدة ويخرج من معظم خلاياها شعيرات جذرية . وجدر الخلايا والشعيرات خالية من أي تغليظ أو مادة تمنع نفاذ الماء ، لذلك ينتشر الماء خلال جدرها بسهولة تامة . وتتميز خلايا هذه الطبقة باحتوائها على فجوات كبيرة وجدرها مغطاة بطبقة مخاطية لتزيد من درجة التصاقها بحبيبات التربة .

تلي البشرة من الداخل طبقة القشرة Cortex وهي مكونة من عدة صفوف من الخلايا ذات الجدر السليولوزية الخالية كذلك من أي مادة تمنع نفاذ الماء . وآخر طبقات القشرة هي طبقة الاندودرمس Endodermis وهي طبقة سمكها خلية واحدة وجدر خلاياها متلاصقة تماما وتكون اسطوانة تفصل طبقتي الجذر (القشرة والاسطوانة الوعائية) . وخلايا هذه الطبقة مغلظة من جدرها العليا والسفلى والجانبية ولكنها خالية من التغليظ في الجدر المواجهة للقشرة وللاسطوانة الوعائية ، وبذلك يأخذ التغليظ شكل شريط أو حزام يسمى بشريط كاسبار Casparian strip (شكل ١٨) ويبدو أن هذا الشريط يتكون قبل تكون الجدار السليولوزي نفسه بالخلية الأندودرمية ويظهر أنه مصنوع من مادة قاعدية لأن جدران الخلية العادية تذوب في حامض الكبريتيك ولكن هذا الشريط لا يذوب فيه ومادته غير منفذة للماء . ولا يوجد في الجذر الحديث طريق لنفاذ الماء إلى أوعية الخشب سوى الجدر الداخلية والخارجية للأندودرمس إلا أنه عندما يكبر النبات تتغلظ هذه الجدر أيضاً . وبذا يقفل الطريق في وجه الماء الداخل إلى الاسطوانة الوعائية لولا بقاء بعض هذه الخلايا بدون تغليظ وتسمى بخلايا المرور Passage cells .

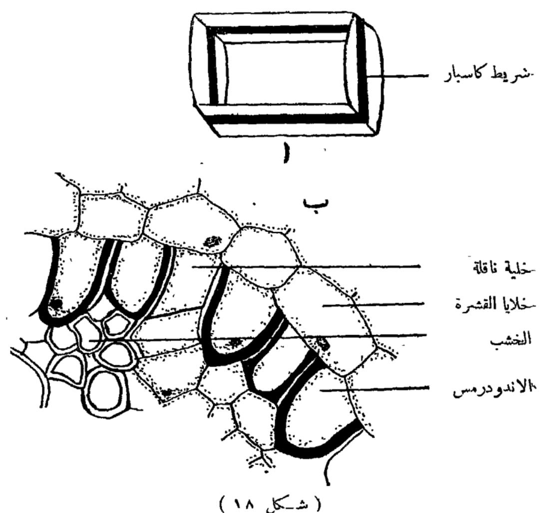
تلي طبقة الأندودرمس الاسطوانة الوعائية وأولى طبقاتها هو نسيج البريسيكل Pericycle ويكون أسطوانة تغلف الاسطوانة الوعائية وسمكه خلية واحدة في الغالب وخلاياه إما برنشيمية أو اسكلرنشيمية وينفذ الماء بسهولة خلال جدره إلى أوعية الخشب .

ويوجد الخشب فى المركز فى مجاميع مثلثة ومتبادلة مع مجاميع اللحاء وتلتحم مع بعضها بخلايا برنشيمية حية هى برنشيمة الخشب . ويتركب وعاء الخشب من صف طولى من الخلايا غير الحية ذات جدر ملجننة وليس بين خلاياه جدران وبذا يزول كل عائق يعترض طريق مرور الماء والأملاح فى الوعاء الخشبى . ومادة اللجنين لا تمنع نفاذ الماء إلى الداخل .

وهناك قوتان تعملان على جذب الماء من التربة إلى النبات هما :

١ — قوة تشرب الجدران السليولوزية للخلايا بالماء .

٢ — قوة الامتصاص .



(شكل ١٨)

ا — خلية اندودرمس صغيرة وبها شريط كاسبار

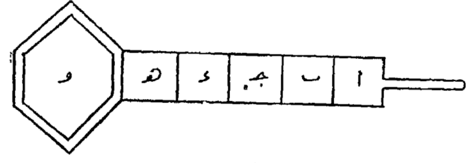
ب — جزء من قطاع عرضى فى جذر مسن . لاحظ تغلظ الجدر الداخلية والشعاعية بمواد غير منفذة ما عدا الخلايا الناقلة

أولا : قوة تشرب الجدران السليولوزية للخلايا بالماء :

لما كانت خلايا منطقة الامتصاص فى الجذر بما فى ذلك الشعيرات الجذرية ملاصقة لماء التربة لذا كانت لديها أكبر فرصة لأن تتشرب جدرها بالماء إلى أكبر درجة ممكنة . ولما كانت جدر هذه الطبقة (البشرة) ملاصقة لجدر أول طبقة من خلايا القشرة ، ولأن جدر القشرة أقل تشرباً بالماء نظراً لبعدها عن مصدره ، فإن الماء ينتقل من جدر خلايا البشرة إلى جدر أول صف من خلايا القشرة وبذا تصبح جدر خلايا أولى طبقات القشرة أكثر تشرباً من جدر ثانى طبقات القشرة فينتقل إليها الماء وهكذا تتولد قوة تجذب الماء على جدران الخلايا ، وفى نفس الوقت يكون تركيز ماء التشرب على جدر خلايا البشرة قد انخفض فتتشرب بكمية أخرى من ماء التربة وتحدث موجة شد أخرى ، وهكذا تسرى موجات متتابعة يكون نتيجتها مرور تيار من الماء على جدران الخلايا . وعندما يصل تيار ماء التشرب إلى طبقة الأندودرمس فإنه لا يمكنه أن يتعداها لتغلظها بشريط كاسبار الذى يعوق نفاذ الماء وبذا لا يتقدم ماء التشرب أكثر من هذه الخطوة أى أن تأثيره لا يتعدى منطقة القشرة . ويلاحظ أن كمية الماء التى تدخل النبات عن هذا الطريق كمية ضئيلة بالنسبة لما يدخل بقوة الامتصاص .

ثانياً : قوة الامتصاص :

سبق أن بينا أن انتقال الماء من خلية إلى أخرى مجاورة لها إنما يتوقف على قوة الامتصاص وليس على الضغط الأزموزى للخلايا ، وأن الماء ينتقل إلى الخلية ذات قوة الإمتصاص الأكبر . ولما كان الضغط الأزموزى لخلايا البشرة أكبر منه لمحلول التربة (حوالى ضغط جوى واحد) فإن الماء ينتقل من محلول التربة إلى فجوة خلية البشرة (ا) فتنتفخ الخليه وتنخفض قوة امتصاصها عن الخلية (ب) وهى أول طبقة من خلايا القشرة فينتقل اليها الماء وتنتفخ وتقل قوة امتصاصها عن الخلية (حـ) وهى ثانى طبقات القشرة وينتقل اليها الماء . وهكذا ينتقل الماء من خلية إلى خلية حتى يصل إلى وعاء الخشب (و) (شكل ١٩) .



(شكل ١٩)

رسم تخطيطى يبين اتصال خلية الشعيرة الجذرية (ا) بخلايا القشرة (ب ، ج ، د ، هـ) ووعاء الخشب (و) (عن ف . هـ . بلاكمان)

والواقع أن الماء يصل بقوة الامتصاص من ماء التربة حتى آخر طبقة حية وهى البرنشيمة الخشبية . وعندما يصل الماء إلى برنشيمة الخشب يندفع بقوة غير معروف كنهها إلى وعاء الخشب ، وهــذه القوة هى ما يطلق عليها « الضغط الجذرى » Root pressure وهى التى تدفع الماء فى قصبات الخشب وقصيباته إلى أعلا .

ويمكن إثبات وجود هذا التيار المائى الناتج من الضغط الجذرى عملياً إذا قطعنا ساق نبات نامٍ فإنا نلاحظ بعد وقت قليل خروج قطرات من (الماء) من السطح المقطوع منشؤها قوة الضغط الجذرى . وتعرف هذه الظاهرة بظاهرة الإدماء Bleeding وترى بوضوح عند تقليم العنب .



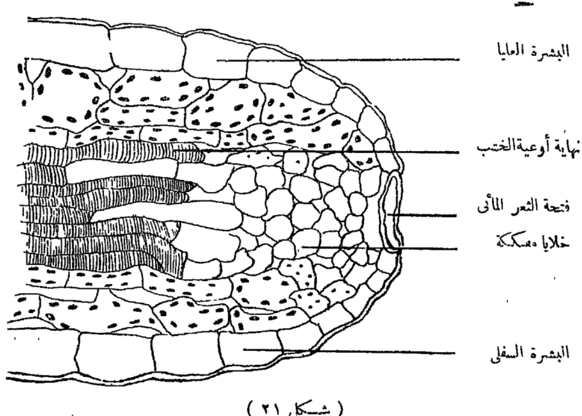
(شكل ٢٠)

تجربة لإظهار قوة الضغط الجذرى

فإذا ما ثبتت أنبوبة مانومترية بها زئبق تثبيتاً محكما بواسطة أنبوبة من المطاط على سطح النبات المقطوع ورويت التربة فإنا نلاحظ بعد مدة ارتفاع الزئبق فى ساق المانومتر البعيدة دليلا على خروج الماء بقوة الضغط الجذرى ، ويمكن استخدام هذه الطريقة فى قياس قيمة الضغط الجذرى للنبات (شكل ٢٠) .

وهناك ظاهرة أخرى تعرف بظاهرة الإدماع Guttation وترى فى الصباح الباكر على شكل نقط من الماء على أطراف أوراق بعض النباتات خصوصاً نباتات العائلة النجيلية ونبات

أبو خنجر . وسبب هذه الظاهرة أنه أثناء الليل تكون الثغور مقفولة ويدخل الماء من الجذر إلىأوعية الخشب فى الجذر والساق والأوراق بقوة الضغط الجذرى ، ولا يجد الماء الزائد عن حاجته أمامه من سبيل للخروج إلا عن طريق فتحات صغيرة موجودة فى نهاية الأوعية الخشبية الدقيقة بأطراف الأوراق وهذه الفتحات تعرف بالثغور المائية Hydathodes (شكل ٢١) وتبقى مفتوحة دائماً فيخرج الماء على



(شكل ٢١)

قطاع طولى فى طرف ورقة البرميولا (عن هبرلاند)

شكل نقط متتابعة وأحسن ما تشاهد هذه الظاهرة فىالصباح الباكر لليلة دافئة فيساعد الدفء على امتصاص الجذر للماء .

وتختلف قيمة الضغط الجذرى باختلاف فصول السنة والمعتقد أن قيمته تبلغ أقصاها فى بداية الربيع وقبل تمام تكوين الأوراق حيث تقل قيمة النتح . وتقل قيمته كلما كبرت الأوراق وزاد معدل نتحها لذلك يعتبر الضغط الجذرى من العوامل الهامة فى رفع العصارة .

العوامل التى تؤثر على امتصاص الجذور للماء :

١ — درجة حرارة التربة :

يزداد معدل امتصاص النبات للماء بازدياد درجة الحرارة ويقل هـــذا المعدل بانخفاضها . ويرجع السبب فى ذلك إلى أن درجة الحرارة المنخفضة تسبب تجمع جزيئات أى مادة ومنها الماء وبذا يقل معدل انتقاله من التربة إلى النبات . كما أن للعامل الحرارى لعملية امتصاص الماء أثراً كبيراً . فإن رفع درجة الحرارة ١٠ درجات مئوية يزيد فى معدل الامتصاص من ١,٢ إلى ١,٣ مرة فى حين أن معدل الامتصاص للنبات من الماء يزيد عن ذلك كثيراً .

ويمكن بواسطة التجربة إثبات أن خفض درجة الحرارة يقلل من معدل ما يصل إلى الجذر من الماء فيذبل النبات . وذلك بأن نأتى بأصيص به نبات نام ونضع هذا الأصيص فى مخلوط مبرد من الثلج المجروش بحيث يترك المجموع الخضرى للنبات فى الجو العادى للغرفة فإنا نلاحظ بعد مدة ذبول النبات رغم أن مجموعه الخضرى موجود فى درجة الحرارة العادية . ويعزى ذبول النبات إلى أن انخفاض درجة حرارة التربة سبب قلة انتقال الماء إلى الجذر بدرجة لا تتكافأ مع ما يفقده النبات بالنتح . فاذا ما أخرجنا الأصيص من المخلوط المبرد إلى الدرجة العادية فانه لا تلبث أن تزول حالة الذبول تدريجياً .

ولعل هذا يفسر لنا تساقط أوراق بعض النباتات فى الشتاء لعدم تكافؤ ما يمتصه النبات مع ما يفقده . لذا يلجأ النبات إلى التخلص من أوراقه حتى يوازن بين الفقد والامتصاص . أما النباتات دائمة الاخضرار فان لها من الصفات الزيروفيتية ما يمكنها من بقاء أوراقها .

٢ — كمية الماء فى التربة :

يوجد الماء فى التربة على صورتين : الأولى وهى الماء الميسور Available water وهو الماء الذى يمكن أن يمتصه النبات بواسطة مجموعه الجذرى ، والثانية هى الماء غير الميسور Non - available water وهى كمية الماء التى تتخلف فى التربة ولا يمكن أن يمتصها

النبات . وتختلف نسبة الماء الميسور إلى الماء غير الميسور باختلاف أنواع التربة . ومن المعروف أن التربة الرملية هى أسخى أنواع التربة بمائها للنبات بالرغم من أن طاقة احتفاظها للماء Water holding capacity قليلة إذا قورنت بأنواع الأراضى الأخرى ذلك لأن مثل هذه الأراضى تحتفظ بالماء على صورة ماء شعرى فقط بقوة الخاصة الشعرية وهى قوة ليست كبيرة وعلى ذلك لا يصعب على النبات انتزاع الماء منها .

أما الأراضى الطينية فإنه نظراً لدقة حبيباتها تحتفظ بالماء على صورتين : الأولى وهى الماء الشعرى والثانية وهى الماء الذى يغلف الحبيبات بقوة التجمع السطحى . وواضح أن القوة الأخيرة كبيرة وتقدر بعدة ضغوط جوية ولا يسهل على النبات الاستفادة منها وعلى ذلك فالأراضى الطينية أقل سخاءً بمائها من الأرض الرملية أى أن النباتات تذبل فى الأرض الطينية وبها كمية من الماء أكثر من الموجودة فى الأراضى الرملية عند ذبول نباتاتها .

أما الأراضى الطينية المحتوية على المواد العضوية فنظراً لدقة حبيباتها واحتوائها على المواد العضوية التى تتحلل فى التربة إلى مواد غروية فإنها تحتفظ بالماء على ثلاث صور : الأولى وهى الماء الشعرى كما فى الأراضى الرملية والطينية ، والثانية وهى الماء المغلف للحبيبات كما فى الأرض الطينية ، والثالثة وهى ماء التشرب الذى تتشرب به الدقائق الغروية العضوية أى أنها أكثر أنواع التربة احتفاظاً بالماء وتذبل نباتاتها وما زالت بها كمية من الماء تفوق الموجود منه فى الاراضى الرملية والطينية عند ذبول نباتاتها .

ويطلق على كمية الماء المتبقية فى التربة عند ذبول نباتاتها منسوباً إلى وزن التربة الجاف بمعامل الذبول لهذه التربة Wilting-coefficient والجدول الآتى يبين درجة التشبع ومعامل الذبول لأهم أنواع التربة .

نوع التربة	درجة التشبع	معامل الذبول
رملية عضوية	٤٦ ٪	١٢,٣ ٪
طينية	٥٢ ٪	٨ ٪
رملية	٢٠,٨ ٪	١,٥ ٪

٣ — درجة تركيز محلول التربة :

تقل قدرة المجموع الجذرى على امتصاص الماء كلما زاد تركيز محلول التربة . وعندما تتعادل قيمة الضغط الأزموزى لمحلول التربة مع الضغط الأزموزى لخلية الشعيرة الجذرية فإن امتصاص الجذر للماء يقف تماماً وتذبل النباتات . إلا أن هناك بعض نباتات — خصوصاً التى تعيش فى البيئات الملحة وعلى شواطىء البحار — يمكنها أن تتغلب على هذه التركيزات العالية واحتمالها وذلك بأن تزيد من قوة الامتصاص لخلايا جذورها . ولقد سبق القول بأن الخلايا تتبلزم إذا وضعت فى محلول ذى ضغط أزموزى أعلا قليلا من الضغط الأزموزى لعصارتها الخلوية ، إلا أنها تتمكن من استعادة مائها وانتفاخها بزيادة قوة امتصاصها بطريقتين :

الأولى : بأن تسمح لبعض أملاح البيئة الخارجية بأن تتسرب تدريجياً إلى داخل الخلايا فتزيد بذلك من تركيز عصارتها الخلوية فتزداد قوة الامتصاص لخلايا الجذر .

الثانية : أن تتحلل بعض المواد غير الذائبة داخل خلايا الجذر إلى مواد ذائبة (كأن يتحلل النشاء إلى سكر) وبذلك يزداد تركيز محلول الفجوة وتزداد تبعاً لذلك قوة الامتصاص لخلايا الجذر .

٤ — درجة التهوية فى التربة :

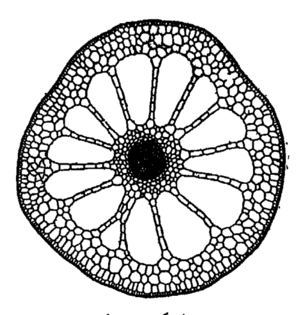
لا بد لعملية امتصاص الجذر للماء من وجود الأكسجين حول المجموع الجذرى. فإذا استبدل الأكسجين بأحد الغازات الأخرى كالأزوت أو الايدروجين فإن النباتات سرعان ما تذبل نظراً لعجز جذورها عن امتصاص الماء تحت هذه الظروف اللاأكسجينية . وهذا يفسر لنا عدم استطاعة النباتات النمو فى الأراضى الغدقة أو سيئة الصرف أو ذات المستوى المائى المرتفع . ومما هو جدير بالملاحظة أن الضرر الذى ينشأ لمثل هذه النباتات ليس راجعاً إلى كثرة وجود الماء كما هو شائع ومعروف ولكن الضرر ينتج من عدم وجود وتوفر الأكسجين حول المجموع الجذرى بدليل

نجاح زراعة النباتات فى المزارع المائية الصناعية إذا أحسن تهويتها بدفع تيارات مستمرة من الهواء فيها بين حين وآخر .

ولتهوية التربة فائدة أخرى وهى تنشيط عمل بعض أنواع البكتريا المفيدة فى التربة فتحدث عمليات الأكسدة التى يستفيد منها النبات (كما سيأتى ذكره بعد) بينما فى حالة عدم توفر الأكسجين فإن الاختزال يحل محل الأكسدة وتتراكم منتجاته السامة فى التربة وتؤثر على عملية امتصاص الجذر للماء .

إلا أن هناك بعض نباتات قليلة — كالأرز والسمار — يمكنها أن تعيش وتمتص الماء من التربة قليلة التهوية .

ومن المعروف أن النباتات المائية مثل الألوديا *Elodea* لها من التركيب ما يساعدها على أن تختزن الهواء فى فجوات خاصة لتمد به جذورها (شكل ٢٢)



(شكل ٢٢)

قطاع عرضى فى ساق نبات مائى — لاحظ فراغات تخزين الهواء

وقد أوضح Kramer (١٩٤٠) أن هناك قوتين تسيطران على امتصاص الجذر للماء : الأولى قوة حيوية وهى التنفس ، والثانية قوة طبيعية وهى درجة نفاذية البروتوبلازم ، وأن تأثير القوة الأولى فى عملية امتصاص الجذر للماء قليلة إذا

قورنت بالقوة الثانية ، وأن سوء التهوية وانخفاض درجة الحرارة لها تأثير كبير على القوة الثانية فتقلل كثيراً من نفاذية البروتوبلازم للماء .

صعود العصارة The ascent of sap.

علمنا الآن كيف يمتص النبات الماء بواسطة شعيراته الجذرية ، وكيف يسلك هذا الماء طريقه فى القشرة إلى أوعية الخشب . أما كيفية وصول الماء من الجذر إلى الأوراق فهذا ما سنحاول معرفته الآن .

فنى فصل الربيع عندما تكون الأوراق صغيرة وغير كاملة الانبساط فإن الضغط الجذرى يكون على أشده بينما يكون معدل النتح قليلا . وقد أثبتت التجارب أن قيمة الضغط الجذرى تنخفض بسرعة عندما تنشط عملية النتح وذلك بعد تمام تكوين الأوراق وانبساطها .

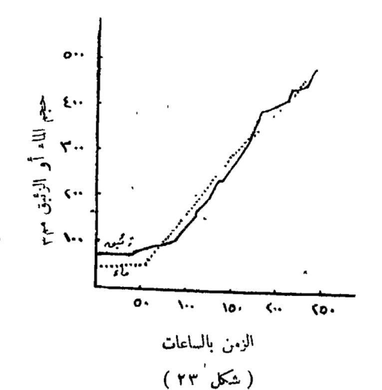
وتختلف قيمة الضغط الجذرى اختلافاً كبيراً باختلاف النباتات والجدول الآتى يبين قيمة الضغط الجذرى لبعض النباتات (سم من الزئبق) وقد اتبع فى قياسها طريقة المانومتر بعد قطع الأجزاء الخضرية العليا كما سبق توضيحها فى (شكل ٢٠).

اسم النبـــات	قيمة ضغطه الجذرى
البتونيا	٠,٧
الزربيح	١,٦
الخروع	٣٣,٤
العنب	من ٩٠ إلى ١١٠

وقد اعتبرت فى الماضى هذه القيم المنخفضة للضغط الجذرى دليلا على عدم أهمية هذه القوة فى رفع العصارة ذلك لأنه اتبع عند تقدير قيمة الضغط الجذرى لهذه

النباتات إزالة الأجزاء العليا وفصلها عن الجذر فأحدثت عملية الإزالة تأثيراً كبيراً في حالة الجذر مما أدى إلى انخفاض الضغط الجذرى إلى القيم المذكورة .

وفى عام ١٩٣٨ أجرى White تجربته المشهورة فقام بتربية بعض جذور بادرات الطماطم المفصولة فى أنابيب الاختبار لمدة تسعة أشهر حتى زال الأثر الحادث من عملية الفصل ثم قسم الجذور إلى مجموعتين وأوصل كل جذر فى المجموعة الأولى بأنبوبة مانومترية رفيعة مملوءة بالماء وأوصل كل جذر فى المجموعة الثانية بأنبوبة مانومترية رفيعة مملوءة بالزئبق وتركت بعض الوقت فلم يلاحظ أى فرق بين ارتفاع الماء والزئبق فى الأنابيب المانومترية. والنتيجة الوحيدة التى يمكن استخلاصها من هذه التجربة هى أن ارتفاع كل من الماء والزئبق فى الأنابيب لم يكن نتيجة لضغط ثابت يتغير بنسبة كثافة الزئبق إلى الماء فى هذه التجربة ، وإنما كان نتيجة لدفع الجذور فى كلتا الحالتين لحجم متساو من الماء (شكل ٢٣)



(شكل ٢٣)

ارتفاع السوائل فى مانومترين متماثلين أحدهما مملوء بالماء والآخر مملوء بالزئبق نتيجة لقوة الضغط الجذرى . لم تفرز الجذور فى مدة الـ ٤٨ ساعة الأولى للتأثير الحادث من إجراء التربة (عن White)

وعندما سلطت قوة قدرها ستة ضغوط جوية فوق أسطح الجذور المقطوعة لم يؤثر ذلك فى كمية الماء المفرزة من هذه الأسطح . وقد خلص White من هذه النتائج إلى أن قوة الضغط الجذرى قوة لا يستهان بها وقد قدرها بأكثر من عشرة ضغوط جوية وأنها قد اعتبرت فى الماضى قليلة الأهمية نظراً لعدم إدراك تأثير الجرح الحادث من عملية القطع فى إفراز السطح المقطوع للماء .

ومن المسلم به الآن أن الماء يأخذ طريقه من الجذر إلى الأوراق عن طريق أوعية الخشب . ومن التجارب المشهورة التى تثبت ذلك أنه عند غمس الطرف السفلى لساق حديثة القطع فى محلول مائى ملون فإنك تشاهد بعد مدة عند قطع هذه الساق طولياً انصباغ أوعية الخشب فى الساق بلون الصبغة المستعملة . كما أن تجارب التحليق Ringing تثبت نفس النظرية . فإذا فصلت جميع الأنسجة التى توجد خارج الخشب على شكل حلقة ارتفاعها ٢ سم حول الساق فإن الأوراق التى تقع فوق منطقة التحليق لا تذبل دليلا على أن حركة صعود الماء إلى أعلا لم تتأثر وأن الماء يسلك طريق الخشب .

ويسلك الماء فى أوعية الخشب طريقين : أولها طريق خارجى نتيجة لتشرب جدر الأوعية الخشبية بالماء والطريق الآخر داخلى خلال تجويف الأوعية . إلا أنه ثبت من التجارب التى قام بها دكسون Dixon (١٩١٤) أن كمية الماء التى تمر خلال الجدر من القلة بحيث لا تكفى احتياجات الأوراق وأن أغلب الماء يمر عن طريق تجويف الأوعية الخشبية ، وقد أثبت ذلك بأن أحضر أفرعا ساقية لنبات التيليا وقسمها إلى ثلاثة مجاميع وغمس الأطراف المقطوعة للمجموعة الأولى فى محلول الجيلاتين والمجموعة الثانية فى شمع منصهر على درجة ٥٠°م وترك الثالثة بدون معاملة للمقارنة . وبعد ٤٠ دقيقة أزال طبقة رقيقة من كل من الأسطح التى غمست فى الجيلاتين والشمع وترك جميع النباتات مغموسة فى ماء درجة حرارته ١٣°م مدة ١٥½ ساعة فلاحظ أن النباتات التى عوملت أطرافها بالشمع ذبلت ذبولا شديداً بينما لم تذبل النباتات التى عوملت بالجيلاتين بنفس الدرجة. أما النباتات التى تركت للمقارنة

فلم يطرأ عليها شيء . وواضح من هذه التجربة أن الشمع سبب انسداد أوعية الخشب بدرجة مطلقة فلم يجد الماء أمامه إلا طريق تشرب الأوعية وهذه لم تكن كافية لسد احتياجات النبات . أما مجموعة النباتات المعاملة بالجيلاتين فلم يكن انسداد الأوعية فيها تاماً فحدث الذبول البسيط بينما سلك الماء طريقه الطبيعي فى نباتات المقارنة التى لم تذبل .

رأينا الآن أن الماء يأخذ طريقه إلى أعلا النبات داخل أوعية الخشب وأن الضغط الجذرى هو أحد القوى المسببة لرفع العصارة . وقد وضعت عدة نظريات لتفسير ميكانيكية صعود الماء إلى أعلا النبات ضد قانون الجاذبية الأرضية . ويمكن تلخيص هذه النظريات فى نظريتين :

الأولى : النظرية الحيوية

الثانية : النظرية الطبيعية

النظرية الحيوية :

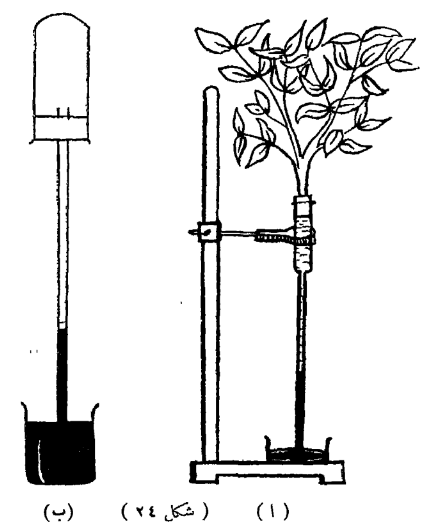
يرى أنصار هذه النظرية أن الماء يرتفع فى النبات كنتيجة للنشاط الحيوى للخلايا وأن هذه الخلايا لم تقم برفع الماء داخل النبات إلا لأنها تؤدى وظيفتها . غير أن هذه النظرية لم تفسر عملية رفع الماء داخل النبات تفسيراً شافياً . ففى عام ١٨٤٠ أثبت Boucherie بالبرهان القاطع خطأ هذه النظرية بأن أزال قطعة من ساق شجرة قرب سطح الأرض ثم وضع فى الساق المقطوعة سائل يحتوى على مادة سامة فارتفع السائل إلى أعلا ، وبالطبع سبب موت جميع الخلايا التى مر بها. وعندما أعيد وضع كمية أخرى من السائل شوهد صعوده إلى أعلا دليلا على أن موت الخلايا لم يمنع أبداً من صعود المحلول إلى أعلا جزء فى الشجرة .

النظرية الطبيعية :

وتعتمد هـــذه النظرية على نظرية التماسك Cohesion theory التى وضعها Dixon & Joly عام ١٨٩٤ ومؤداها أن صعود العصارة إنما يرجع إلى قوة التماسك

بين جزيئات أعمدة الماء التى تملأ الأوعية الخشبية ، وأن هذه الأعمدة تندفع إلى أعلا النبات بقوتى الضغط الجذرى والنتح .

ويمكن عمل تجربة بسيطة لإظهار أثر هذه القوة بأن تقطع ساق نباتية تحت سطح الماء حتى لا يدخل الهواء فى أوعية الخشب فيسبب دخوله عدم تماسك جزيئات الماء ، وتثبت هذه الساق المقطوعة فى قمع زجاجى ينغمس طرفه الرفيع فى حوض به زئبق فإنك تشاهد بعد مدة ارتفاع الزئبق فى ساق القمع (شكل ٢٤ ا) نتيجة لتبخر الماء



(ب) (شكل ٢٤) (ا)

ا — تبخر الماء من أسطح الأوراق (النتح) فتولدت قوة شد سببت ارتفاع الماء فى ساق القمع .

ب — تبخر الماء من السطح المعرض فى الوعاء الخزفى (التبخير) فتولدت قوة سببت ارتفاع الزئبق فى ساق القمع .

من أسطح الأوراق وهو ما يعرف بالنتح فتتولد قوة تشد الأعمدة المائية فتتحرك إلى أعلا لتحل محل الماء المفقود بالتبخير . ويمكن إثبات أن تبخر الماء من أى سطح مسامى (شكل ٢٤ ب) يحدث قوة تجذب عمود الزئبق مثل ما حدث نتيجة نتح النبات

ويلاحظ أن هناك قوتين تعملان على استمرار سريان موجة الشد هما قوة التماسك Cohesion force بين جزيئات الماء وقوة التلاصق Adhesion force بين جزيئات الماء والأسطح الملاصقة له . وقد وجد أن قوة التلاصق بين جزيئات الماء والأوعية الخشبية أكبر منها بين جزيئات الماء والأوعية الزجاجية .

يمكننا الآن أن نتصور كيف ينتقل الماء من الجذر إلى الساق ومنها إلى الأوراق. فبواسطة قوة الضغط الجذرى يدفع الماء إلى أعلا فى أوعية الخشب ويظل عمود الماء معلقاً فيها ومحتفظاً بوضعه ضد الجاذبية الأرضية بقوتى التلاصق والتماسك . وكما سنرى فيما بعد أن تبخر الماء من أسطح النسيج الميزوفيلى لخلايا الورقة يسبب زيادة الضغط الأزموزى للخلايا المجاورة لأوعية الخشب وعلى ذلك فإن عمود الماء يجذب إلى أعلا ليعوض الماء المفقود من خلايا النسيج الميزوفيلى .

الباب الخامس

النتح Transpiration

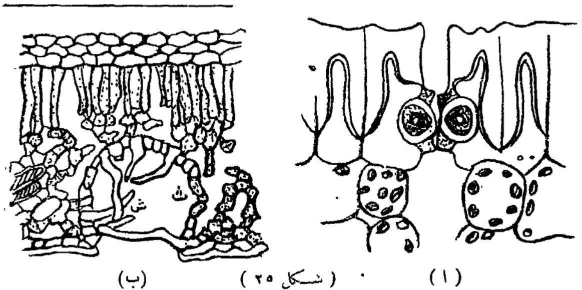
النتح هو فقد النبات للماء على صورة بخار من سطحه المعرض خصوصا من أسطح الأوراق . ويفقد النبات عن طريق النتح كميات كبيرة جداً من الماء فقد قدر أن النبات الواحد من القمح يفقد ٢٠٠ لتر من الماء مدة حياته . من ذلك نرى أن النبات يفقد من الماء أضعاف وزنه ولا يحتفظ داخل أنسجته إلا بما يكفيه للقيام بوظائفه.

ولكى تحافظ النباتات على محتواها المائى فإنه يلزم أن تمتص من الماء أكثر قليلا مما تفقد وتحتفظ بالفرق لبناء الأعضاء الجديدة . ولما كان هذا غير ميسور فى كثير من الأحيان وأن معدل الفقد قد يفوق فى بعض الأحوال معدل الامتصاص ، فلكى يقى النبات نفسه من أخطار الذبول التى تترتب على كثرة النتح فإنه يتعين أن يوجد جهاز خاص لتنظيم عملية فقد الماء والتحكم فيه حسب مقتضيات الاحوال . وقد يظن أن كثرة النتح تشجع أو تزيد من معدل امتصاص الماء من التربة ولكن التجارب التى أجراها Mc. Lean (١٩١٩) و Prat (١٩٢٣) و Parker (١٩٢٧) وآخرون أثبتت أن زيادة النتح تزيد من معدل الامتصاص إلى درجة معينة وبعدها لا ترتبط زيادة النتح بزيادة فى الامتصاص .

وقد يتساءل البعض عن مدى فائدة عملية النتح التى تهدد حياة النبات دائماً بالذبول والفناء ،وما معنى أن يمتص النبات أضعاف وزنه من الماء ثم يفقدها هباءً فى الهواء ؟ وللإجابة على هذا السؤال نقول إن النتح يعمل على تبريد سطح النبات وبذا ينجو النبات من أثر الحرارة اللافح خصوصا فى أوقات الصيف . وقد يكون هذا التفسير صحيحاً فيما يختص بالنباتات العادية أو نباتات البيئة المتوسطة Mesophytes إلا أن ذلك لا ينطبق على نباتات البيئة الجافة Xerophytes كنبات الكاكتس Cacti التى

لها تركيب خاص وتحورات تساعدها على تقليل النتح إلى أقل درجة ممكنة لتتفادى الجفاف . ومع ذلك فإن أنسجتها الداخلية تتحمل درجات من حرارة تفوق كثيراً درجة حرارة الجو الخارجى .

والواقع أن سبب جفاف الأوراق وموتها فى أوقات الحرارة والجفاف هو فقد بروتوبلازمها للماء وليس ارتفاع درجة حرارتها . وتعمل النباتات الصحراوية على تفادى النتح أو تقليله بوسائل مختلفة منها سمك طبقة الكيوتين التى تغطى البشرة ووجود الثغور فى تجاويف عميقة مغطاة بشعور لتتفادى النتح المباشر (شكل ٢٥) .



(ب) (شكل ٢٥) (١)

طرق تقليل النتح فى النباتات الصحراوية

(١) قطاع عرضى فى ورقة نبات الصبار مبيناً الثغر الغائر والكيوتين السميك .

(ب) قطاع عرضى فى ورقة نبات الدفلة — لاحظ وجود الثغور فى تجويف مغطى بالشعيرات على السطح السفلى للورقة .

ومن فوائد النتح أنه يعمل على جلب كميات كبيرة من محلول التربة المحمل بالأملاح الغذائية وهذه تدخل فى عمليات البناء فى النبات علاوة على أن عملية النتح تساعد على رفع العصارة .

أنواع النتح :

للنتح نوعان : النتح الأدمى Cuticular transpiration

والنتح الثغرى Stomatal transpiration

فالنتح الأدمى هو تبخر الماء من النبات عن طريق الأدمة أو البشرة وهو كبير الأثر فى الأوراق الصغيرة وبشرة السوق الغضة حيث تكون مغطاة بطبقة رفيعة من الكيوتين ، حتى إذا ما زاد سمك هـــذه الطبقة قل معدل النتح الأدمى أو انعدم نهائياً . وعلى العموم فهو فى أحسن حالاته لا تزيد قيمته عن ٣٪ من مجموع ما ينتحه النبات .

أما النتح الثغرى فهو تبخر المـاء من النبات عن طريق الثغور وهو أهم أنواع النتح إذ هو المسؤول عن ٩٧٪ أو أكثر من مجموع ما يفقده النبات بالنتح .

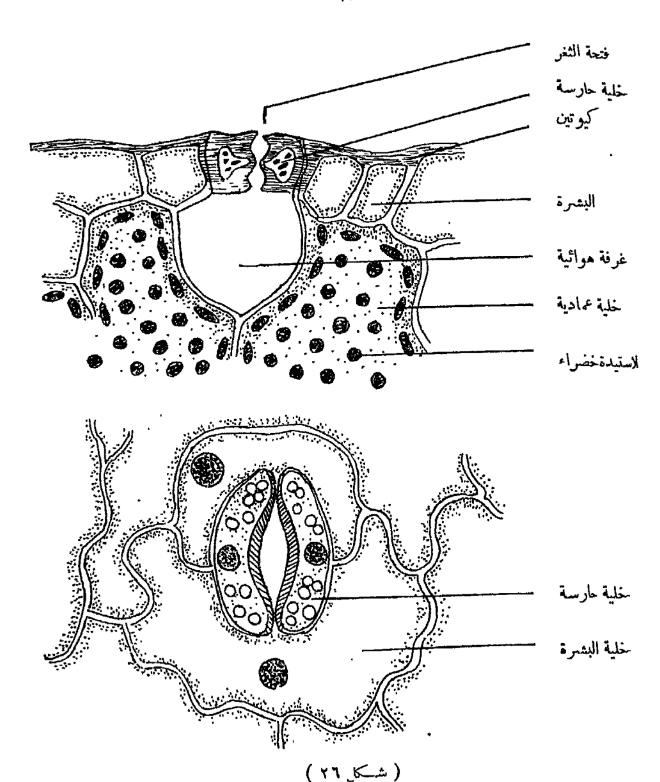
جهاز تنظيم النتح (الثغر) Stoma

يتركب هذا الجهاز من خليتين شقيقتين يعرفان بالخليتين الحارستين Guard cells وهما ناشئتان من انقسام خلية من خلايا البشرة ثم تزول الصـفيحة الوسطية التى بين الخليتين وبزوالها تتكون فتحة الثغر .

وتمتاز الخلية الحارسة عن باقى خلايا البشرة باحتوائهـا على المادة الخضراء وبظهور تغليط غير متساوٍ فى التوزيع على جدرانها .

فالخلية الحارسة فى معظم النباتات ذات الفلقتين يتغلظ جدراها العلوى والسفلى حيث يكونا غاية فى السمك فى الوسط ثم يتدرج التغليظ فى القلة إلى النهايتين ويبقى الجدار الخلفى الفاصل بينها وبين خلية البشرة رقيقاً كما تظل رقيقة نقطة الاتصال بين طرفى الجدارين العلوى والسفلى والتى تحد فتحة الثغر (شكل ٢٦) .

ويفتح الثغر عند امتلاء الخلية الحارسة بالماء فيتمدد البروتوبلازم ويضغط أشد ما يكون على الجدار الرقيق الخلفى فينبعج هذا الجدار فى داخل خلية البشرة المجاورة حتى إذا ما وصل انبعاج الجدار إلى أقصى حـــد تسمح به مرونته تتحرك نقطتا الاتصال بين الجدار الخلفى والجدارين السميكين العلوى والسفلى إلى الخلف قليلا ويحدث نتيجة لذلك أن تتمدد نقطة الاتصال بين الجدارين العلوى والسفلى من الجانب الذى يحد فتحة الثغر فتستدير هـذه النقطة بعد أن كانت مدببة وبذلك يفتح الثغر .



(شكل ٢٦)

الرسم العلوى يمثل قطاعاً عرضياً فى ورقة مبيناً فتحة الثغر والخليتين الحارستين واتصالهما بالغرفة الهوائية والخلايا المحيطة به .

الرسم السفلى يبين منظر علوى للثغر والخلايا الحارسة واتصالها بخلايا بشرة الورقة (عن Kny بتصرف)

ويحدث العكس عندما يقفل الثغر نتيجة لفقد الخلية الحارسة للماء فيتقابل طرفي الجدران العلوى والسفلى ويتدبيان وتقفل بذلك فتحة الثغر .

كيف ينتح النبات :

إذا فتح الثغر وكانت العوامل الجوية مواتية لتبخر الماء ، فإن جدر خلايا الميزوفيل الواقعة حول الغرفة الهوائية تفقد بعضاً من مائها إلى الغرفة الهوائية ومنها إلى الجو الخارجى ، فتحاول استعادة تشبعها من الخلايا المجاورة لها وهكذا إلى أن تصل إلى أوعية الخشب وبذلك تسرى موجة من جذب الماء أولها الجدر الخلوية للخلايا المحيطة بالغرفة الهوائية وآخرها الوعاء الخشبي.

وتحدث موجة جذب أخرى للماء بواسطة قوة الامتصاص للخلايا . ذلك أنه عند تبخر الماء من جدران الخلايا المحيطة بالغرفة الهوائية فإنها تحاول إعادة تشبعها من ماء فجوتها العصارية فيزداد تركيز الفجوة ويزداد تبعاً لذلك ضغط عصيرها الأزموزى فينتقل اليها الماء من فجوة الخلية المجاورة وهكذا تسرى موجة جذب أخرى للماء مماثلة للأولى ومسببة عن قوة الامتصاص .

فإذا تصورنا أن الماء موجود فى النبات على شكل خيط شعرى نهايته فى خلايا الجذر الملاصقة للتربة وأوله فى جدر خلايا الميزوفيل المحيطة بالغرفة الهوائية فإذا ما جذب أوله فإن خيط الماء يظل متصلا ويتحرك من التربة إلى أعلا .

طرق قياس النتح :

يقاس معدل النتح فى النباتات المختلفة بتقدير كمية الماء التى يفقدها النبات فى مدة معينة أو بما تفقده مساحة معينة من الورقة فى وحدة الزمن . والطريقة التى تتبع فى العادة هى تقدير وزن الماء بالجرام الذى يفقد من ديسيمتر مربع من سطح الورقة فى الساعة .

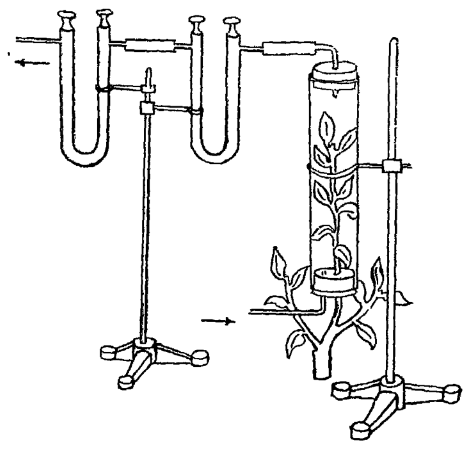
ولقياس النتح طرق كثيرة أهمها :

١ — طريقة ورقة كلورور الكوبلت :

وهذه الطريقة مبنية على ظاهرة معروفة وهى أن كلورور الكوبلت عندما يكون جافاً يعطى لوناً أزرق ولكن عند ترطيبه بالماء يصبح لونه وردياً . ولإجراء هذه الطريقة يشبع بعض ورق الترشيح بمحلول كلورور الكوبلت ٣٪ ثم يترك ليجف فى الفرن وينقل بعد تمام جفافه فى مجفف يحتوى على كلورور الكالسيوم اللامائى . فعند تغطية سطح الورقة النباتية بورقة كلورور الكوبلت الجافة ، وتغطية ورقة الكوبلت بلوح زجاجى ليمنع عنها أثر الرطوبة الجوية فإن ورقة الكوبلت تتحول بعد مدة من اللون الأزرق إلى اللون الوردى بتأثير الماء المتبخر من سطح الورقة النباتية . وبمعرفة الوقت اللازم لكى يتحول لون الورقة يمكن مقارنة معدل النتح بين أوراق النباتات المختلفة . إلا أن هذه الطريقة لا يصح استعمالها للتقدير الكمى ويكتفى باستعمالها للتقدير الوصفى والمقارنة . ولو أنه أدخل عليها بعض التعديلات إلا أنه حتى بعد هذه التعديلات فإنها لا زالت معرضة للنقد . فمثلا وضع ورقة الكوبلت على ورقة النبات ثم وضع لوح زجاجى فوقها لا يسمح للورقة أن تنتح نتحاً طبيعياً كما لو كانت تحت الظروف العادية .

٢ — طريقة فريمان : Freeman's method

تتلخص هذه الطريقة فى إمرار تيار هوائى خال من بخار الماء (بإمراره على كلورور الكالسيوم اللامائى أو خامس أكسيد الفسفور) بسرعة معينة على فرع نباتى موضوع فى حيز معين ولا يزال الفرع متصلا بالنبات (شكل ٢٧) ثم إمرار تيار الهواء الخارج فى أنابيب تحتوى على كلورور الكالسيوم الجاف معلومة الوزن ليقوم بامتصاص بخار الماء الذى يحمله تيار الهواء المار على النبات فى مدة معينة . فبإعادة وزن أنابيب كلورور الكالسيوم يمكن معرفة كمية الماء المفقود بالنتح فى زمن معين .



(شكل ٢٧)
جهاز لقياس سرعه النتح بطريقة فريمان

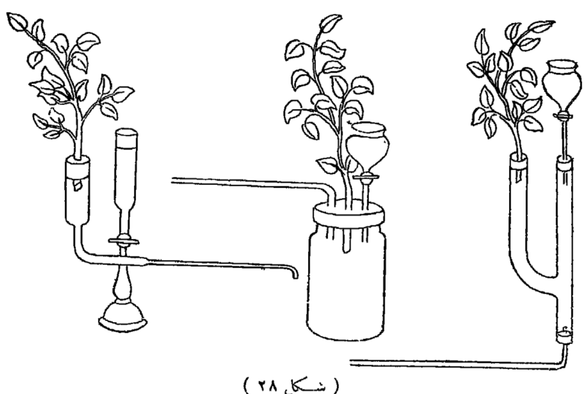
٣ — طريقة الوزن :

تعتبر هذه الطريقة أفضل الطرق التى يمكن الاعتماد عليها لقياس النتح .ولإجرائها يؤخذ نبات منزرع فى أصيص ويغطى سطح التربة وجدران الأصيص بطبقة من الشمع أو المطاط حتى لا يُفقد الماء إلا عن طريق المجموع الخضرى للنبات ثم يوزن الأصيص والنبات على فترات مختلفة ويسجل مقدار الفقد فى كل مرة ويساوى فى قيمته كمية الماء التى فقدها النبات .

٤ — طريقة البوتومتر :

تستعمل فى هذه الطريقة الأفرع المقطوعة وليس النبات الكامل كما فى الطريقتين السابقتين والطريقة أن تقطع الأفرع تحت سطح الماء وتثبت فى البوتومتر .وللبوتومتر أشكال عديدة كالمبينة فى (شكل ٢٨) ثم يجفف البوتومتر من الخارج جيداً ويوزن

ويترك بعض الوقت ثم يعاد وزنه وتكرر التجربة عدة مرات ويسجل النقص فى الوزن ومنه يمكن إيجاد معدل النتح فى وحدة الزمن . ويلاحظ أن القراءة التى على تدريج البوتومتر لا يمكن اتخاذها مقياساً للنتح لأنها فى الواقع تساوى قيمة ماء النتح زائداً الماء الذى امتصه النبات لأغراضه الأخرى .



(شكل ٢٨)

ثلاثة أشكال مختلفة للبوتومتر

توزيع الثغور على سطحى الورقة :

يختلف عدد الثغور فى الوحدة المربعة لأوراق النباتات المختلفة اختلافا كبيراً . وحتى فى النبات الواحد فان عدد الثغور فى الوحدة المربعة من سطح الورقة العلوى يخالف عددها فى السطح السفلى للورقة . ففى أوراق النباتات العادية كالبرسيم تكثر الثغور على السطح السفلى للورقة عنها فى السطح العلوى . وقد تنعدم الثغور كلية على السطح العلوى لأوراق كثير من النباتات خصوصاً فى الأوراق الجلدية .

أما فى الأوراق القائمة كأوراق بعض الحشائش والنباتات العصارية فإن عدد الثغور على السطحين يكون واحداً ، وفى الأوراق الطافية للنباتات المائية توجد

الثغور على السطح العلوى فقط. وعلى العموم فإن الثغور تكثر على الأسطح الأكثر حماية من تأثير الحرارة والضوء . والجدول الآتى يبين عدد الثغور فى المليمتر المربع للنباتات المختلفة (عن Skene ١٩٢٤)

اسم النبات	عدد الثغور فى المليمتر المربع	
	على السطح العلوى	على السطح السفلى
البشنين الأبيض	٤٦٠	٠
البلوط	٠	٣٤٦
التفاح	٠	٢٤٦
الجنتيانا	٦١	١٢٣
المستحية	١٨٧	٣٠٨
القمح	٤٧	٣٢

ويختلف توزيع الثغور على السطح الواحد من الورقة فهى أكثر تكاثفاً حول العرق الوسطى ثم تقل تدريجياً كلما اتجهنا إلى الحافة .

ويلاحظ أن مجموع مساحة فتحات الثغور فى الورقة يكون قليلا جداً بالنسبة إلى المساحة الكلية لها . ففى نبات عباد الشمس يوجد ٣٣٠ ثغراً فى المليمتر المربع ويشغل الثغر الواحد عند تمام انفتاحه مساحة قدرها ٠,٠٠٠٠٩٠٨ من المليمتر المربع فيكون مجموع مساحاتها ٠,٠٣ من المليمتر المربع أى أن مساحة الثغور تساوى ٣ ٪ من مساحة الورقة الكلية .

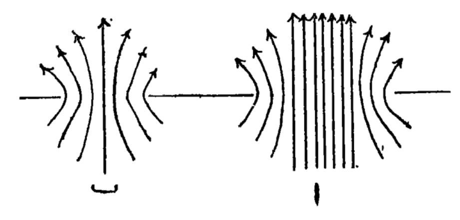
السعة الانتشارية للثغور Diffusive capacity of stomata

لاحظ Bakka (١٩١٤) أن كمية الماء التى تفقدها ورقة عباد الشمس تعادل ٦٠ ٪ من كمية الماء المتبخر من سطح معرض من الماء يساوى فى مساحته مساحة سطح ورقة عباد الشمس مع أن مساحة فتحات ثغور الورقة تعادل فقط ٣ ٪ من مساحة سطحها . وواضح من ذلك أنه لو كان معدل النتح يتناسب مع مساحة فتحات

الثغور بالنسبة للمساحة الكلية للسطح الناتح لما زادت نسبة النتح عن ٣ ٪ وعلى ذلك فإن بخار الماء ينتشر من الثغور بمعدل يزيد ٢٠ مرة من معدل انتشاره من مساحة مساوية من سطح التبخير المعرض للهواء الجوى مباشرة .

وتفسر هذه الظاهرة بالقوانين الطبيعية الخاصة بانتشار الغازات خلال فتحات ضيقة . فمن المعروف أن معدل انتشار الغازات خلال فتحات مختلفة الأقطار لا يتناسب مع مساحة الفتحات بل يكون متناسباً مع أقطارها .

ولتفسير ذلك نفرض أن لدينا حاجزاً به ثقبان ا ، ب (شكل ٢٩) وأن الثقب (ا) أوسع من الثقب (ب) ونريد الآن أن نرى طريقة انتشار الغازات خلال كل منهما على حدة ..



(شكل ٢٩ ا و ب)

رسم تخطيطى يبين خطوط انتشار الغازات خلال ثقب واسع (ا) وثقب ضيق (ب)

من الرسم يتضح أن الغازات تنتشر من مركز الثقب فى اتجاه رأسى ويتبع ذلك بالطبع تناسب سرعة الانتشار مع مساحة الثقب طردياً . أما عند محيط الثقب فإن الغازات تنتشر فى اتجاه جانبى بالإضافة إلى الاتجاه الرأسى وهذا يؤدى إلى زيادةمعدل الانتشار من الأجزاء المحيطية عن الأجزاء المركزية . وحيث أنه فى الثقوب الواسعة تكون الأجزاء الحافية أو المحيطية فيها قليلة بالنسبة إلى مساحة الثقب الكلية فإن معدل الانتشار فى هذه الثقوب يتناسب مع مساحتها . وكلما قلت مساحة الثقب زادت نسبة الأجزاء المحيطية إلى مساحة الثقب الكلية حتى أنها تشغل جميع

مساحة الثقب فى الثقوب الصغيرة جداً وعلى ذلك فإن معدل الانتشار يكون متناسباً مع طول الحافة وبالتالى مع قطر الثقب . فكلما قلت مساحة الثقب كلما زاد معدل الانتشار بالنسبة للوحدة .

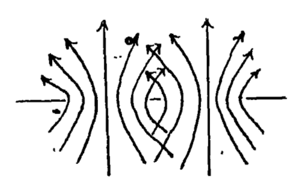
وعلى ذلك فاذا استعمل حاجزان أحدهما يحتوى على ثقب واحد كبير والآخر يحتوى على عدد من الثقوب الصغيرة تساوى فى مجموع مساحاتها مساحة الثقب الواحد فإن معدل الانتشار من مجموع الثقوب الصغيرة يفوق كثيراً معدل الانتشار من الثقب الواحد الواسع .

والجدول الآتى يبين النتائج التى حصل عليها Brown and Escombe عند استعمال حواجز مصنوعة من السليولويد ومثقبة بثقوب مختلفة العدد وقطر الثقب الواحد ٣٨, . من المليمتر والثقوب موزعة على أبعاد مختلفة فى الحواجز المستعملة :

بعد الثقوب فى الحاجز عن بعضهما مع حساب المسافة بينها بأقطار الثقوب	عدد الثقوب فى السنتيمتر المربع فى الحاجز	مجموع مساحة الثغور فى المائة بالنسبة لمساحة الحاجز	معدل الانتشار الحادث فى المائة فيما لو كان الانتشار خلال ثقب واحد	معدل الانتشار النظرى فى المائة فيما لو كان الانتشار خلال ثقب واحد
٢,٦٢	١٠٠,٠٠	١١,٣٤	٥٦,١٠	٨٧,٦٠
٥,٢٦	٢٥,٠٠	٢,٨٢	٥١,٧٠	٦٣,٧٠
٧,٨٠	١١,١١	١,٢٥	٤٠,٦٠	٤٤,٠٠
١٠,٥٠	٦,٢٥	٠,٧٠	٣١,٤٠	٣٠,٧٠
١٣,١٠	٤,٠٠	٠,٤٥	٢٠,٩٠	٢١,٩٠
١٥,٧٠	٢,٧٧	٠,٣١	١٤,٠٠	١٥,٥٠

ويتضح من هذا الجدول أنه عندما كانت مجموع مساحة الثقوب فى الحاجز تساوى ١١,٣٤ ٪ من مساحة الحاجز كان معدل انتشار الغازات خلالها مساوياً ٥٦,١٠ ٪ فيما لو كان الحاجز غير موجود. أما عندما كان مجموع مساحة الثغور فى الحاجز مساوياً ٠,٣١ ٪ من مساحة الحاجز كان معدل الانتشار مساوياً ١٤ ٪ أى أن معدل الانتشار خلال ثقوب الحاجز يعادل ٥٠ مرة معدله فيما لو جمعت الثقوب كلها فى ثقب واحد .

ومن هذا الجدول يتضح أيضاً أنه عندما كانت الثقوب متقاربة جداً من بعضها حدث تداخل (شكل ٣٠) ذلك لأن تجاور الثقوب بسبب تداخل الخطوط التى تمثل انتشار الغازات خلالها والتى تنحرف جانباً عند مغادرتها للثقب فيقل معدل انتشارها تبعاً لذلك . ويبين العمود الأخير من الجدول السابق الحساب النظرى لمعدل الانتشار إذا لم يحدث هذا التداخل. ويتضح كذلك من الجدول أن القيمة النظرية لمعدل الانتشار تساوى القيمة الفعلية فيما لو كانت الثقوب تبعد عن بعضها بما لا يقل عن عشرة أمثال قطرها ، وعندما كانت المسافة بينها أقل من ذلك حدث التداخل وقلت قيمة الانتشار الفعلية عن القيمة النظرية .



(شكل ٣٠) يبين خطوط انتشار الغازات من ثقبين متجاورين . لاحظ تداخل الخطوط المتجاورة مما يعطل من عملية الانتشار

وهناك عامل آخر يؤثر فى معدل انتشار الغازات من الثغور الضيقة هو سمك الحاجز المثقب. ففى حالة ما إذا كان الثقب عميقاً فإن معدل الانتشار يقل عما لو كان الثقب سطحياً

وعلى ذلك فيمكن تشبيه سطح الورقة المحتوى على الثغور بحاجز مثقب يفصل سطح الورقة الداخل عن الجو ، ولعل ذلك يفسر لنا ارتفاع النتح النسبى للأوراق .

ملاحظة:

النتح النسبى هو نسبة معدل فقد الماء من سطح نباتى إلى معدل فقده من سطح مائى مماثل له فى المساحة ومعرض للهواء الجوى وتحت نفس الظروف .

فتح الثغور وقفلها وعلاقة ذلك بالضوء والظلام :

من المعروف أن عملية فتح وقفل الثغور تحدث نتيجة لامتلاء وعدم امتلاء

الخلايا الحارسة . وتمتاز جدران الخلايا الحارسة بعدم تساوى تغليظها .

ومن المعروف كذلك أن الثغور تفتح فى الضوء وتقفل فى الظلام غير أن هذه ليست القاعدة دائماً فى معظم النباتات .

وقد وضعت نظريات كثيرة لتفسير ظاهرة امتلاء الخلايا الحارسة وعدم امتلائها . ويلاحظ أن هذه النظريات جميعاً تساند بعضها بعضاً ولا بد من الأخذ بها مجتمعة لتساعدنا على فهم هذه الظاهرة .

وأولى هذه النظريات مبنية على احتواء الخلايا الحارسة للجهاز الثغرى على البلاستيدات الخضراء وخلو خلايا البشرة العادية منها مما دعا إلى الظن بأنه عند إضاءة هذه الخلايا فإن البلاستيدات الخضراء فى الخلايا الحارسة تقوم بعملية التمثيل الكربونى فتتكون السكريات الذائبة التى ترفع من قيمة الضغط الأزموزى للعصير الخلوى للخلايا الحارسة فتزداد قوة امتصاصها فتجتذب الماء اليها وتنتفخ وبذلك يفتح الثغر . وقد أثبت البحث أن الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة قد يبلغ ٩٠ ضغطاً جوياً فى الضوء بينما يبقى الضغط الأزموزى لخلايا البشرة الأخرى ¼ هذه القيمة ، ويحدث فى الظلام أن ينخفض الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة إلى أقل من قيمته فى خلايا البشرة فينتج عن ذلك قفل فتحة الثغر . والجدول الآتى يبين التغير فى الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة وخلايا البشرة لنبات البنجر فى ساعات النهار المختلفة [من نتائج Wiggans (١٩٢١)]

الســـاعة	الخلايا الحارسة	خلايا البشرة
٧ صباحاً	٢٣,٥ ض ٠ ج	١٢,٥ ض ٠ ج
٩ »	٢٢,٠	»
١١ »	٣١,٦	»
١ بعد الظهر	٣١,٦	»
٣ »	٣٠,٢	»
٥ »	٢٥,٠	»

وواضح من هذا الجدول أن الخلايا الحارسة فقط هي التي يتزايد ضغطها الأزموزى مع ساعات اليوم بينما يبقى الضغط الأزموزى لخلايا البشرة ثابتاً .

وقد أظهرت التجارب أن زيادة الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة الذى يسبب فتح الثغور لا يمكن أن يعزى إلى قيام هذه الخلايا بعملية التمثيل الكربونى فقط لأن بعض الخلايا الحارسة كما فى حالة الدورانتا المبرقشة لاتحتوى على بلاستيدات خضراء وبذلك لا يمكنها القيام بعملية التمثيل الكربونى وفى مثل هذه الحالة الأخيرة فإن فتح الثغر يعزى إلى تحلل النشاء المختزن تحليلا مائياً إلى سكر ذائب يزيد من الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة . وقد وجد أن الخلايا الحارسة لجميع النباتات — حتى تلك التى لا يتكون بأوراقها النشاء كأوراق نباتات ذات الفلقة الواحدة — تحتوى على النشاء .

وقد لاحظ سعيد وطلبه (١٩٤٨) أن انتفاخ الثغر يكون مصحوباً بنقص فى المحتوى النشوى للخلايا الحارسة وأنه يزداد عند قفلها . وعلى ذلك فإن عمل الخلايا الحارسة فى الضوء هو عكس ما تعمله خلايا الميزوفيل لأن الأخيرة فى نباتات ذات الفلقتين تبنى السكر الذى سرعان ما يتحول إلى النشاء فى الضوء وتحلله إلى سكر فى الظلام .

إلا أن Sayre (١٩٢٦) أثبت أن تحول النشاء إلى سكر والعكس إنما يرجع إلى التغير فى الأس الايدروجينى للخلايا الحارسة (p H) فعندما عرض أوراق نبات الحميض *Rumex* لبخار الأمونيا فى الظلام فإن ثغورها انفتحت رغم وجودها فى الظلام . وعندما نقل الأوراق إلى جو حامضى قفلت الثغور وهى فى الضوء . وبناء على هذه التجارب وضع نظريته القائلة بأنه فى الظلام يتراكم غاز (ك $ا_٢$) الناتج من التنفس فى الخلايا الحارسة ويعمل على خفض رقم (p H) فى عصيرها الخلوى وهذه الحالة تناسب تكوين النشاء من السكريات الذائبة وبذا ينخفض الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة وينقص محتواها المائى فتقفل فتحة الثغر . أما فى الضوء فإن عملية التمثيل الكربونى تستهلك (ك $ا_٢$) الناتج من عملية التنفس ويتبع ذلك ارتفاع رقم (p H) للعصير الخلوى وهذه الحالة تلائم تحلل النشاء إلى سكر وبذا يرتفع

الضغط الأزموزى للخلايا الحارسة فتجلب اليها الماء وتنتفخ ويفتح الثغر تبعاً لذلك.

ويرى Scarth (١٩٢٦ — ١٩٢٧) أن عملية فتح وقفل الثغور تحدث بسرعة كبيرة لذلك فإنه يصعب تفسيرها على ضوء تحول النشاء إلى سكر والعكس لأن عمل أنزيم الدياستيز من البطء بحيث يحتاج إلى بعض الوقت قبل أن يحدث التغير فى السكر أو النشاء . فقد لوحظ أن دقيقة واحدة تكفى لكى تفتح ثغور ورقة البلارجونيا عند تعريضها للضوء . لذلك فهو يرى أن الضوء يسبب رفع رقم (p H) للعصير الخلوى وهذا يزيد من قابلية المحتويات الغروية للخلية للتشرب بالماء فتمتص الماء من الخلايا المجاورة بقوة التشرب ويفتح الثغر تبعاً لذلك . أما فى الظلام حينما ينخفض رقم (p H) لتراكم (ك ا٢) فى العصير الخلوى للخلية فإن المحتويات الغروية لجدران الخلية تقل قدرتها على الاحتفاظ بماء التشرب الذى يتسرب إلى الخلايا المجاورة وبذا يقفل الثغر . ويقول Scarth أن تشرب أو عدم تشرب الخلايا الحارسة بالماء لا يسبب إلا سرعة قفلها أو فتحها ، أما سبب بقائها على هذه الحالة فهو تحلل السكر إلى نشاء والعكس كما سبق ذكره أى أنه يتفق مع الآراء السابقة من هذه الناحية ويعزو فقط سرعة الفتح والقفل إلى تشرب وعدم تشرب غرويات الخلايا الحارسة .

العوامل التى تؤثر فى معدل النتح :

تؤثر العوامل الخارجية والداخلية تأثيراً كبيراً فى معدل النتح . وأهم العوامل الخارجية هى الرطوبة الجوية وحركة الهواء والحرارة والضوء . أما العوامل الداخلية فأهمها المحتوى المائى لخلايا الميزوفيل والجهاز الثغرى .

العوامل الخارجية :

١ — الرطوبة الجوية :

توجد علاقة وثيقة بين معدل النتح ودرجة تشبع الهواء الجوى بالرطوبة فكلما انخفضت درجة رطوبة الجو زاد معدل النتح والعكس بالعكس ، وعلى ذلك فإن معدل النتح يتناسب عكسياً مع درجة الرطوبة الجوية .

٢ — حركة الهواء :

يتسبب عن حركة الهواء إزالة طبقة الهواء الملامسة لأسطح الأوراق الناتحة والتى تكون أكثر تحملا ببخار الماء من باقى طبقات الهواء الأخرى فيحل محلها هواء جديد أقل تشبعاً بالرطوبة من سابقه فيزداد معدل النتح . أما إذا كان الهواء ساكناً فإن طبقة الهواء الملامسة للأوراق تظل فى مكانها فيقل معدل انتشار بخار الماء من الغرفة الهوائية إلى الخارج وبذلك يقل معدل النتح .

٣ — درجة الحرارة :

من الحقائق المعروفة أن رفع درجة حرارة أى سائل تزيد من معدل تبخيره وعلى ذلك فكلما ارتفعت درجة حرارة النبات ازداد معدل التبخير من الخلايا المحيطة بالغرفة الهوائية فيزداد تركيز بخار الماء بالغرفة ويزداد معدل انتشاره خلال فتحة الثغر. وكذلك إذا ارتفعت درجة حرارة الجو زادت قابليته للتشبع ببخار الماء وذلك مما يساعد على سرعة تبخر الماء من الأوراق فيزداد معدل النتح .

ويختلف تأثير الحرارة على معدل النتح باختلاف النباتات فقد لاحظ Briggs and Shantz (١٩١٥) أن الخط البيانى الذى يمثل النتح فى نباتات القمح والشوفان والبرسيم الحجازى قد جاوز نظيره الذى يمثل درجة الحرارة بينما يسير الخطان بنسبة واحدة فى نبات الراى Rye والذرة السكرية أما فى نبـــات الأمرنثس *Amaranthus*. فإن خط النتح البيانى تأخر عن نظيره الذى يمثل الحرارة . وقد لاحظ Kosaks (١٩٣٣) أن معدل النتح فى الأوراق التى تحتوى على نسبة عالية من صبغة الأنثوسيانين الحمراء يزيد عنه فى الأوراق التى تحتوى على نسبة أقل من هذه الصبغة ، وقد فسر هذا الفرق فى معدل النتح بأن الأوراق التى تحتوى على نسبة أعلى من صبغة الانثوسيانين يكون معدل امتصاصها للحرارة أكبر من التى تحتوى على نسبة أقل من هذه الصبغة .

٤ — الضوء :

سبق أن أوضحنا تأثير الضوء على عملية فتح وقفل الثغور . وقد وجد Henderson

(١٩٢٦) أنه يزيد من معدل النتح بنسبة ٥٪ منها ١٪ يعزى إلى التأثير الحرارى للضوء.
وقد يزيد الضوء من معدل النتح بعامل أو أكثر من العوامل الآتية :

(ا) قد يسبب رفع درجة حرارة الورقة بأن يتحول جانب منه بواسطة المادة الخضراء إلى طاقة حرارية فترتفع درجة حرارة الورقة المضاءة ويزداد تبعاً لذلك معدل النتح .

(ب) قد يسبب الضوء تحول بعض جزيئات الماء إلى بخار بإعطائها الطاقة اللازمة وذلك بدون حاجة إلى رفع درجة حرارة الورقة .

(حـ) قد يحدث تغيراً فى درجة تشرب الجدران الخلوية بالماء فيجعل جدران الخلايا أكثر نفاذية للماء فيزداد معدل النتح .

(ى) وقد يكون الضوء سبباً فى زيادة نفاذية الجدار البروتوبلازمى فيسهل مرور الماء من البروتوبلازم إلى جدار الخلية فيرتفع الضغط البخارى للسطح الناتح ويرتفع تبعاً لذلك معدل النتح .

ولنوع الضوء تأثير كبير على معدل النتح فقد لوحظ أن لألوان الطيف المختلفة تأثيرات مختلفة على معدله وذلك لاختلاف أطوال موجاتها فتختلف بذلك مقدرة الأوراق الخضراء على امتصاصها ، فقد لوحظ أن اللون الأحمر ـ وهو أطول أمواج الطيف ـ يزيد كثيراً من معدل نتح الأوراق بينما يقل معدله فى الضوء الأزرق لأنه أقصر أمواج الطيف .

العوامل الداخلية :

١ — المحتوى المائى لنسيج الميزوفيل :

أثبتت التجارب أن الخط البيانى الذى يمثل معدل النتح لا ينطبق على الخط البيانى الذى يمثل معدل التبخير من السطح المائى المعرض للهواء الجوى تحت نفس الظروف فبينما يأخذ معدل النتح فى الزيادة كلما تقدم النهار حتى يصل إلى أقصاه حوالى الظهر ثم يتناقص ، نجد أن معدل التبخير يأخذ فى الزيادة لبضع ساعات أخرى بعد الظهر

قبل أن يبدأ فى النقصان . والسبب فى ذلك هو اختلاف تركيب السطحين . ذلك أن الماء يوجد فى النبات على شكل خيوط مائية شعرية فى جدران الخلايا ، فإذا تبخر الماء من أطرافها تراجع فى الخيوط الشعرية وزاد تقعر سطحه وازداد تبعاً لذلك توتره السطحى وقلت مقدرة الماء على التبخر وهذا يفسر بدء نقص معدل النتح تحت ظروف لا تزال ملائمة لعملية التبخير من الأسطح المائية المعرضة . وعندما يرتفع معدل النتح ويجاوز معدل امتصاص النبات للماء ينقص المحتوى المائى للورقة تدريجياً وتزداد درجة تقعر نهايات الخيوط المائية وينخفض تبعاً لذلك فقد الماء من خلايا الورقة تدريجياً إلى أن يذبل النبات ويقل نتحه إلى درجة كبيرة .

٢ — الجهاز الثغرى :

فتحة الثغر هى الطريق الوحيد الذى يخرج منها بخار الماء فى عملية النتح ولذلك فهى من أهم العوامل التى تؤثر فى معدله .

ويختلف عدد الثغور فى الوحدة المربعة باختلاف النباتات . وطبيعى أنه كلما زاد عدد الثغور زاد معدل النتح . ويجب ملاحظة أن الأوراق الصغيرة يكون معدل النتح فيها أعلا منه فى الأوراق الكبيرة لنفس النبات ، وذلك راجع إلى احتواء الوحدة المربعة من الأوراق الصغيرة على عدد أكبر من الثغور لنفس الوحدة فى الأوراق الكبيرة . هذا بغض النظر عن ارتفاع قيمة النتح الأدمى فى الأوراق الصغيرة .

وأوراق النباتات التى تكثر الثغور فيها على السطح السفلى يكون معدل النتح فيها أقل تأثراً بالعوامل الجوية منه فى الأوراق التى تتوزع الثغور فيها على السطحين أو تغلب على السطح العلوى .

ويتأثر معدل النتح بسعة فتحة الثغر وذلك فى مجال معين . فقد وجد أنه يتأثر خلال الأطوار الأولى لحركة فتح الثغور مهما كان التغير فيها طفيفاً . أما فيما عدا ذلك فلا يكاد معدل النتح يتغير بتغير فتحة الثغر . ويؤخذ من أبحاث Loftfield أن معدل النتح يزداد تبعاً لازدياد فتحة الثغر حتى تصل إلى نصف فتحته النهائية وبعد ذلك يتأثر معدل النتح بعوامل أخرى خلاف فتحة الثغر .

الباب السادس

نفاذية الخلية النباتية

The Problem of Cell Permeability

سبق أن أوضحنا أن الخلية النباتية مغلفة بغلافين أو غشائين هما الغشاء البلازمى الرقيق الحى و الجدار السليولوزى غير الحى ، وأن الغشاء البلازمى يكوّن جزءاً من البروتوبلازم وأنه يعتبر غشاءً شـــبه منفذ وأنه يقوم بتنظيم نفاذية الخلية بالنسبة للذائبات المختلفة . أما الجدار الخلوى السليولوزى فقد اعتبر غشاء منفذاً انفاذاً تاماً بالنسبة للماء والأملاح الذائبة فيه ما لم يدخل فى تركيبه مادة أو مواد تقلل من نفاذيته أو تبطلها . وقد يحدث أحياناً أن تسلك الجدر الخلوية للخلايا الخارجية فى بعض النباتات مسلك الأغذية شبه المنفذة . فقد لاحظ براون Brown (١٩٠٧ - ١٩١٥) هذه الظاهرة فى خلايا حبوب الشعير التى عندما غمرها فى محاليل ملحية من كبريتات النحاس أو أزوتات الفضة أو غيرها أنها أنفذت الماء ولم تنفذ الأملاح الذائبة به . وفى إحدى تجاربه لاحظ أنه عندما غمر بذور الشعير الأزرق Blue barley فى محلول حامض الكبريتيك ١ ٪ لم يتغير لون الصبغة الزرقاء الموجودة فى الطبقة الأليرونية حتى بعد تركها فيه بضعة أيام . ولكن عندما خدشت الخلايا الخارجية بواسطة دبوس فإن اللون الأزرق تحول فى الحال إلى اللون الأحمر دليلا على أن الحامض قد نفذ من الجدار الممزق إلى الطبقة الأليرونية المحتوية على المادة الزرقاء . وعندما غمر البذور فى حامض الكبريتيك ١ ٪ لبضعة أيام ثم غسلها بالماء أنبتت بنجاح تام . ولإثبات أن خاصية شبه النفاذية موجودة فى الجدار الخلوى وليست فى الجدار البروتوبلازمى فقد غليت الحبوب فى الماء لمدة ساعة وذلك لتقتل الجدار البروتوبلازمى وإبعاد تأثيره على النفاذية فسلكت هذه البذور مسلك البذور الأخرى التى لم تغل

ويظهر أن ظاهرة شبه النفاذية للجدار الخلوى شائعة فى كثير من الجدر الخلوية للبذور لذلك يجب مراعاة ذلك عند دراسة النفاذية فى الخلية .

أما الغشاء البلازمى فيعتبر منفذاً للماء انفاذاً تاماً إلا أن هذه النفاذية تزداد أو تنقص بتغير الظروف. أما فيما يختص بانفاذه للذائبات فنلاحظ أنه يسمح لبعضها بالنفاذ بدرجة كبيرة بينما يمنع أو يعوق إلى حد كبير انفاذ البعض الآخر . وتتغير درجة النفاذية بتغير ظروف البيئة .

وتختلف المواد التى ينفذها الغشاء البلازمى من حيث تركيبها الكيماوى والطبيعى اختلافا كبيراً فبعض هذه المواد يذوب فى الماء بسهولة تامة كالسكريات والأملاح غير العضوية والأحماض العضوية وبعض المواد الملونة بينما لا يذوب البعض الآخر فى الماء كالمواد الدهنية الناتجة من عمليات التحول الغذائى و بعض المواد الملونة . وحيث أن الغشاء البلازمى يتكون من مواد متباينة كما قدمنا فمن المعتقد أن المواد التى تقبل الذوبان فى الماء تنفذ بسهولة فى مركباته التى تمتص الماء بينما تنفذ المواد الأخرى فى خلال أجزائه شبه الدهنية (الليبويدية) .

وتنقسم المواد الذائبة التى ينفذها الجدار البروتوبلازمى إلى قسمين :

(ا) مواد ذائبة متأينة (الكتروليتية) Electrolytes

(ب) مواد ذائبة غير متأينة (غير الكتروليتية) Non electrolytes

نفاذية المواد الالكتروليتية :

عندما تذاب المواد الالكتروليتية فى الماء فإنها تتأين فيه وتدخل الأيونات المختلفة الخلية باستقلال تام عن بعضها البعض . فقد تدخل الأيونات الموجبة للملح الواحد مثلا الخلية بينما تبقى الأيونات السالبة كلها أو بعضها خارج الخلية. ولكى يصبح الاتزان الكهربائى صحيحاً فلا بد أن يحل محل الأيونات التى دخلت الخلية كمية أخرى مساوية لها فى الكمية والنوع . وهناك احتمالات ثلاث لحدوث هذا الاتزان :

الاحتمال الأول يكون بتأين جزيئات الماء نفسها إلى أيونات الأيدروجين

وأيونات الايدوركسيل بدرجة يحددها الفرق بين عدد الأيونات الموجبة والسالبة التى تدخل الخلية ويصحب أحدها الأيونات الزائدة إلى داخل الخلية . فإذا كان الأيون الممتص من الملح بدرجة أكبر ذو شحنة موجبة فإنه يكون مصحوباً عند دخوله الخلية بأيونات الايدروكسيل أما إذا كان من النوع السالب الشحنة فإنه يكون مصحوباً بأيونات الايدروجين . ويمكن بناءً على هذه النظرية تعليل تحول بعض المزارع المائية إلى الحموضة أو القلوية أثناء نمو النبات فيها .

أما الاحتمال الثانى فيكون بتبادل أيونات مكافئة من نفس الشحنة الكهربائية بين الخلية والوسط الخارجى . فقد يحدث أن تمتص الخلية عدداً من أيونات البوتاسيوم نظير خروج عدد مكافىء لها من أيونات الصوديوم .

وهناك احتمال ثالث تتمكن به الخلية من امتصاص الأيونات امتصاصاً غير متساوٍ وذلك مع المحافظة على الاتزان الكهربائى داخل الخلية وفى الوسط الخارجى . فإذا امتصت الخلية أحد الكاتيونات بدرجة زائدة فإن الخلية تنتج من الأحماض العضوية ما يكافىء هذه الكاتيونات الزائدة الممتصة فتبقى أنيونات الأحماض العضوية داخل الخلية لتوازن الكاتيونات الممتصة بينما تخرج أيونات الايدروجين (يد +) إلى الوسط الخارجى لتوازن الانيونات الزائدة التى تركت فى الخارج . أما إذا امتصت الخلية كمية زائدة من الأنيونات فإنه يختفى من الأحماض العضوية ما يساوى الكمية الزائدة الممتصة من هذه الأنيونات . وفى هذه الحالة يخرج من الخلية كمية من أيونات البيكربونات (يد ك ا٣ −) الذى ينتج من عملية التنفس لكى يحقق الاتزان الكهربائى فى الوسط الخارجى .

وإن ظاهرة عدم التساوى فى امتصاص أيونات الملح الواحد لمن الظواهر المألوفة فقد لاحظ Rühland (١٩٠٩) أن شرائح الجزر والبنجر امتصت من الكاتيونات عندما غذيت صناعياً بمحاليل كلورور الكالسيوم والصوديوم والبوتاسيوم ، بينما امتصت شرائح جذور الجزر من الأنيونات أكثر مما امتصته من الكاتيونات من محلول أوزتات البوتاسيوم .

ولاحظت Redferm (١٩٢٢) أن نباتات الذرة والبسلة عندما غذيت بمحلول من كلورور الكالسيوم امتصت من أيونات الكالسيوم أكثر مما امتصته من أيونات الكلور ، وأن أيونات الكالسيوم الممتصة قد عوضت بخروج أيونات من المغنسيوم والبوتاسيوم من أنسجة النبات إلى البيئة الخارجية .

وقد أوضحت التجارب التى أجريت على شرائح الجزر أن عملية امتصاص الأيونات المختلفة بدرجة غير متساوية إنما ترجع إلى ظاهرة الحياة فى الخلية . ففى تجربة أحضرت شرائح حية وشرائح مقتولة من البنجر وغمست — كل منها على حدة — فى محلول من كلورور المغنسيوم فامتصت الشرائح الحية من الأنيونات أكثر مما امتصته من الكاتيونات ، أما الشرائح المقتولة فقد امتصت الأنيونات والكاتيونات بدرجة متساوية .

امتصاص النبات العناصر

يمتص النبات العناصر الغذائية على صورة أملاح ذائبة فى ماء التربة بواسطة مناطق الامتصاص من مجموعه الجذرى . وهذه العناصر الغذائية إما أن تضاف إلى التربة على صورة أسمدة غير عضوية كالنترات والكبريتات والفوسفات أو تنتج من تحلل بعض البقايا النباتية أو الحيوانية التى توجد عادة فى التربة . وقد تنتج أيضاً نتيجة لتحلل الأسمدة العضوية المضافة إلى التربة التى هى فى الواقع بقايا حيوانية أو نباتية . هذا وقد تنفرد بعض العناصر الغذائية نتيجة لنشاط بعض أنواع البكتريا والفطر فيمتصها النبات كما سيأتى الكلام عليه فى حينه .

وليست عملية امتصاص العناصر من العمليات البسيطة بل هى عملية معقدة غاية التعقيد . ولقد وضعت لذلك عدة نظريات ، ومع ذلك لا يمكن اعتبار إحدى هذه النظريات كافياً لتفسير كيفية امتصاص العناصر وعلى ذلك فيجب اعتبار جميع هذه النظريات والفروض مكملة لبعضها .

ويقول بعض الباحثين بأن الأيونات الممتصة قد تدخل فى تفاعل كيميائى بمجرد

دخولها الخلية ولذلك يستمر دخولها فى الخلية رغم انخفاض تركيزها فى الخارج .

ويمكن بتجربة بسيطة إظهار عملية التحول الكيماوى بأن يحضر كيس مصنوع من غشاء يسمح بنفاذ الدقائق الصغيرة ولا يسمح بنفاذ الدقائق الغروية الكبيرة كغشاء ورق السيلوفان ويملأ الكيس بمحلول مخفف من حامض التنيك ويوضع الكيس فى وعاء يحتوى على محلول مخفف من كلورور الحديديك فنلاحظ أن جزيئات كلورور الحديديك تأخذ فى الانتشار إلى داخل الكيس ولكنها تتحد بمجرد دخولها بحامض التنيك مكونة تنات الحديد وهى مادة غروية لا يسمح لها الغشاء بالنفاذ فتظل داخل الكيس وعلى ذلك تستهلك كل جزيئات كلورور الحديديك المنتشرة أولا بأول فى هذا الاتحاد الكيماوى ويكون تركيزها دائماً منخفضاً داخل الكيس عنه فى خارجه ،وعلى ذلك يستمر انتشارها ويأخذ تركيز كلورور الحديديك فى القلة فى الوعاء الخارجى إلى أن يصبح تركيزه صفراً ويختفى تماماً من المحلول .

أما إذا استبدل محلول حامض التنيك داخل الكيس بالماء المقطر فإن جزيئات كلورور الحديديك تأخذ فى الانتشار إلى أن يتساوى تركيزها فى الداخل وفى الخارج طبقاً لقوانين الانتشار .

وتفسر لنا نظرية التحول الكيماوى كيف ينتقل السكر من أماكن صنعه بالأورق إلى أماكن ادخاره فى الدرنات أو الثمار على صورة نشاء وبذلك يظل تركيز السكر منخفضاً فى أعضاء الادخار مما يشجع على استمرار انتقاله إليها .

ومن نتائج بعض التجارب وجد ان أزوتات البوتاسيوم تستمر فى الدخول إلى الفجوة العصارية إلى أن يبلغ تركيزها داخل الفجوة أضعاف تركيزها خارجها ومع ذلك فإنها تستمر فى الدخول . ويؤخذ من نتائج Hoagland & Davis (١٩٢٣) على طحلب النيتلا *Nitella* أن درجة التوصيل الكهربائى لمحلول فجوتها زاد ٢٥ مرة عن درجة التوصيل الكهربائى للماء الذى يعيش فيه الطحلب وذلك يدل أيضاً على انتشار الذائبات وتراكمها داخل الفجوة .

كما ظهر من نتائج أبحاث Stiles & Kidd أن لتركيز المحلول الخارجى أثر كبير على معدل انتشار دقائقه . فعندما غمست شرائح الفجل والبطاطس فى محاليل ذات تركيزات مختلفة فإن الامتصاص بلغ حد الاتزان بعد مضى ٤٠ — ٥٠ ساعة . وعند بلوغ حالة الاتزان لم يكن التركيز فى الداخل مساوياً له فى الخارج وإنما توقف على درجة تركيز المحلول الخارجى . ففى التركيزات المخففة بلغ التركيز فى الداخل عند الاتزان أضعافه فى الخارج . بينما فى المحاليل المركزة كان التركيز فى الداخل أقل منه فى الخارج . وعلى ذلك فبينما كانت كمية الأملاح الممتصة فعلا من المحاليل المركزة أكبر منها فى المحاليل المخففة فإن نسبة الامتصاص (وهى تساوى نسبة التركيز الداخلى إلى التركيز الخارجى) فى التركيزات العالية كانت أقل منها فى التركيزات المنخفضة .

اتزان دونان :

ولقد وضع دونان Donnan نظرية الاتزان المعروفة باتزان دونان Donnan equilibrium مفسراً بها كيف تنتشر الأيونات من محاليل منخفضة التركيز إلى الفجوة حيث يكون التركيز فيها عالياً بدون أن تدخل فى اتحاد كيماوى .

اذا وضع غشاء ليفصل بين محلولى مادتين أو ملحين وكان هذا الغشاء منفذاً لدقائق هذه الأملاح (أيوناتها) فإن هذه الأيونات تنتشر خلال الغشاء إلى أن تحدث حالة اتزان عندها تتساوى تركيزات كل مادة على جانبى الغشاء .

أما إذا كانت دقائق المحلول الملحى الخارجى قابلة للنفاذ خلال الغشاء بينما تكون بعض دقائق المحلول الداخلى قابلة للنفاذ والأخرى غير قابلة للنفاذ خلال الغشاء فإنه عند الاتزان لا تتساوى تركيزات الدقائق المنتشرة على جانبى الغشاء .

فإذا وضع داخل الغشاء محلول من بروتينات الصوديوم وهذه المادة تتأين إلى كاتيونات الصوديوم الموجبة وأنيونات البروتين السالبة ، فإن أنيونات البروتين لا يمكنها أن تنفذ خلال الغشاء نظراً لكبر حجمها فتظل فى الداخل . أما كاتيونات الصوديوم فبالرغم من صغر حجمها وقابليتها للنفاذ إلا أنها تظل داخل الكيس لانجذابها كهربائياً بأنيونات البروتين .

وإذا وضع هذا الكيس فى محلول من كلورور الصوديوم ، فإن أنيونات الكلور وكاتيونات الصوديوم يمكنها أن تنتشر وتنفذ داخل الكيس إلى أن تحدث حالة اتزان يكون عندها حاصل ضرب ص+ × كل− خارج الكيس مساوياً لحاصل ضرب ص+ × كل− داخل الكيس .

فإذا كان تركيز كل من الصوديوم والبروتين فى الداخل = ت$_1$
« « « « والكلور فى الخارج = ت$_2$
وفرضنا أنه انتشر إلى الداخل من أيونات كل من الصوديوم والكلور عدداً = س
فإن التركيزات تصبح كالآتى :

فى الداخل قبل الانتشار			فى الخارج قبل الانتشار	
ص+	بر−		ص+	كل−
ت$_1$	ت$_1$		ت$_2$	ت$_2$
فى الداخل بعد الانتشار			**فى الخارج بعد الانتشار**	
ص+	بر−	كل−	ص+	كل−
(ت$_1$ + س)	ت$_1$	س	(ت$_2$ − س)	(ت$_2$ − س)

فعند بلوغ حالة الاتزان لابد أن يكون :

$$(\text{ت}_1 + \text{س})^{+} \times \text{س}^{-} = (\text{ت}_2 - \text{س})^{+} \times (\text{ت}_2 - \text{س})^{-}$$

والجدول الآتى يبين تركيزات الأيونات المنتشرة على جانبى الغشاء قبل وبعد بلوغ حالة الاتزان :

تركيز الأيونات قبل الانتشار				تركيز الأيونات بعد الانتشار				
داخل الكيس		خارج الكيس		داخل الكيس			خارج الكيس	
ص+	بر−	ص+	كل−	ص+	بر−	كل−	ص+	كل−
١٠٠	١٠٠	١٠٠٠	١٠٠٠	٥٧٦	١٠٠	٤٧٦	٥٢٤	٥٢٤
١٠٠٠	١٠٠٠	١٠٠٠	١٠٠٠	١٣٣٣	١٠٠٠	٣٣,٣	٦٦٦	٦٦٦
١٠٠٠	١٠٠٠	١٠٠	١٠٠	١٠٠٨	١٠٠٠	٨,٣	٩٢	٩٢

ومن دراسة هذا الجدول يتضح أنه عند الاتزان يكون :

ا — عدد الكاتيونات يساوى عدد الانيونات داخل الغشاء ، وكذلك عدد الكاتيونات يساوي عدد الانيونات خارج الغشاء فى جميع حالات التركيز الثلاثة .

ب — عدد الكاتيونات × عدد الانيونات داخل الغشاء

= عدد الكاتيونات × عدد الانيونات خارج الغشاء

وذلك للايونات القابلة للانتشار فقط .

أى أن :

٥٧٦ ص+ × ٤٧٦ كل− = ٥٢٤ ص+ × ٥٢٤ كل−

١٣٣٣ ص+ × ٣٣٣ كل− = ٦٦٦ ص+ × ٦٦٦ كل−

١٠٠٨ ص+ × ٨,٣ كل− = ٩٢ ص+ × ٩٢ كل−

ح — لا يتساوى عدد الأيونات التى من نوع واحد (كأيونات الصوديوم) داخل الغشاء وخارجه عند نقطة الاتزان .

د — كلما زاد تركيز أيون البروتين الغير قابل للانتشار داخل الغشاء بالنسبة إلى تركيز الأيونات القابلة للانتشار خارج الغشاء كلما قل دخولها حتى يصبح الغشاء وكأنه غير منفذ لدقائق كلورور الصوديوم كما هو ظاهر من المثل الثالث.

ولعل هذه النتائج تفسر لنا لماذا تمتنع بعض النباتات عن امتصاص بعض العناصر الموجودة فى محلول ماء التربة متى كانت أملاحها تحتوى على كاتيونات مماثلة للكاتيون المتحد بالبروتين داخل الخلية .

أما إذا استبدل محلول كلورور الصوديوم فى المثل السابق بمحلول كلورور البوتاسيوم أى أن الكاتيونات الموجودة خارج الغشاء تخالف فى نوعها الكاتيونات المرتبطة بالبروتين داخل الغشاء فإنه عند بلوغ حالة الاتزان لا يختلف الوضع عن

حالة استعمال كلورور الصوديوم إلا فيما يختص بكمية كلورور البوتاسيوم التى دخلت الغشـاء .

والجدول الآتى يبين تركيزات الأيونات المنتشرة على جانبى الغشاء عند استعمال كلورور البوتاسيوم بدلا من كلورور الصوديوم .

تركيز الايونات قبل الانتشار				تركيز الايونات بعد الانتشار						
داخل الكيس		خارج الكيس		داخل الكيس				خارج الكيس		
ص +	بر —	بو +	كل —	ص +	بو +	بر —	كل —	بو +	ص +	كل —
١٠٠	١٠٠	١٠٠٠	١٠٠٠	٥٢	٥٢٤	١٠٠	٤٧٦	٤٧٦	٤٨	٥٢٤
١٠٠٠	١٠٠٠	١٠٠٠	١٠٠٠	٦٦٦	٦٦٦	١٠٠٠	٣٣٣	٣٣٣	٣٣٣	٦٦٦
١٠٠٠	١٠٠٠	١٠٠	١٠٠	٩١٦,٧	٩١,٧	١٠٠٠	٨,٣	٨,٣	٨٣,٤	٩١,٧

ويتضح من هذا الجدول الحقائق الآتية :

ا — أن ما دخل الغشاء من كاتيونات البوتاسيوم أكثر مما دخل من كاتيونات الصوديوم فى المثل السابق .

ب — أنه كلما زاد تركيز أيون البروتين داخل الغشاء كلما زادت الكمية الداخلة من كاتيونات البوتاسيوم فتصل إلى ٩٢٪ من كميته الأصلية قبل الانتشار بينما تحتجز أنيونات الكلور خارج الغشاء بدرجة كبيرة . وهذا يفسر لنا مقدرة النباتات على أن تمتص الكاتيونات من التربة بكمية كبيرة متى كانت مغايرة لنوع الكاتيون المرتبط بأنيون البروتين داخل الخلية دون التعرض للانيونات المرتبطة للكاتيونات المنتشرة

غير انه من المشاهد أن النباتات تمتص الانيونات والكاتيونات . ذلك أن البروتينات لها من طبيعة تركيبها ما يجعلها تسلك مسلك الأحماض إذا وجدت فى بيئة قلوية وتسلك مسلك القلويات إذا وجدت فى بيئة حامضية . وعلى ذلك فإن جزىء

البروتين عندما يتأين فى بيئه حامضية فإن أيونه يشحن بالكهرباء الموجبة . وإذا تأين فى وسط قاعدى فإن أيونه يشحن بالكهرباء السالبة . فإذا كان أيون البروتين فى المثل الثانى موجب التكهرب بدلا من أن يكون سالباً فإن أيون الكلور السالب التكهرب هو الذى يدخل بدلا من أيون البوتاسيوم لانجذابه كهربائياً إلى أيون البروتين الموجب التكهرب .

وظاهر من نظرية دونان أنها تفسر لنا بعض الحقائق المألوفة والتى بنيت عليها عملية التسميد وامداد التربة بالعناصر اللازمة للنباتات المزرعة . فالمحاصيل المختلفة لا تمتص العناصر الغذائية بمعدل واحد . فنبات الفول مثلا يحتاج من العناصر غير ما يحتاجه نبات كالقمح أو الشعير . ويدخل فى تركيب الجدار البروتوبلازمى للخلية مواد بروتينية ، وقد سبق أن رأينا كيف تتغير الشحنة الكهربائية لأيون البروتين تبعاً لحموضة أو قلوية وسط التأين . والجدار البروتوبلازمى يغلف الفجوة العصارية التى غالباً ما تكون حامضية نتيجة لتراكم نواتج عمليات التحول الغذائى ومنها حامض الكربونيك كما أن الجدار البروتوبلازمى يتصل من سطحه الخارجى بالبيئة الخارجية التى تكون قلوية أو متعادلة بالنسبة إليه . وحيث أن البروتوبلازم فى حركة دائرية فى الخلية النباتية فإن سطحه يتعرض على التعاقب للفجوة الحامضية وللوسط الخارجى القلوى . فعندما يلامس الوسط الخارجى فإنه يكون سالب التكهرب فيتحد بالكاتيونات الموجبة ثم يطلق هذه الكاتيونات فى الوسط الحامضى فى الفجوة عندما يلامسها ويصبح موجب التكهرب ويتحد بالأنيونات السالبة وهكذا . ولعل ذلك يفسر لنا تراكم الكاتيونات فى الفجوات الخلوية لكثير من النباتات .

ويجب ألا يغيب عن البال ما للبروتوبلازم من مقدرة اختيارية فى انفاذ المواد تعرف بالانفاذ الاختيارى للبروتوبلازم Selective permeability فهو ينفذ خلاله العنصر أو الملح الذى يحتاجه النبات فى زمن معين بغض النظر عن وجود هذا الملح أو العنصر بنسبة مرتفعة أو منخفضة فى الوسط الخارجى طالما كان النبات فى احتياج إليه .

نفاذية المواد غير الالكتروليتية:

نظراً لأن المواد غير الالكتروليتية لا تتأين فى محاليلها فإن نفاذيتها تبدو أقل تعقيداً من نفاذية المواد الالكتروليتية . وقد أجريت معظم التجارب فى هذا الموضوع على خلايا الفطر والطحالب والخزازيات . وقد كان يظن فيما مضى أن المواد غير المتأينة تدخل الخلية بحالتها وبدون حدوث أى تغيير فى تركيبها وطبقاً لنظريات الانتشار البسيطة أى أنها تنتشر من الوسط الأكثر تركيزاً إلى الوسط الأقل تركيزاً حتى يتساوى تركيزها فى داخل الخلية وخارجها .

إلا أن الأبحاث الحديثة التى أجراها « الجوادى » (١٩٣٥) و « سعيد » (١٩٣٧ — ١٩٥٣) والخاصة بامتصاص أقراص البنجر للسكريات أظهرت أن امتصاص هـــذه الأنسجة للسكريات حدث بطريقة مشابهة لامتصاصها للمواد الالكتروليتية ، وأنه فى المحاليل السكرية المخففة امتصت أقراص البنجر السكريات واستمر الامتصاص حتى زاد تركيزها فى الداخل عنه فى الخارج . وانه عند خلط هذه المحاليل السكرية بمركبات كيماوية فإن ذلك يؤثر فى امتصاص السكريات .

ويميل « سعيد » إلى الأخذ بالرأى القائل بأن السكريات تحدث لها فسفرة على السطح الخارجى للخلية ، وأن هذا السكر المفسفر يمر فى الغشاء البلازمى إلى السينوبلازم حيث تزول عنه ظاهرة الفسفرة . وبهذه المناسبة نذكر أن كثيراً من الباحثين قد أثبت وجود أنزيمات الفسفرة على أسطح خلايا الحيوان والخميرة .

طرق تقدير درجة النفاذية:

استعملت طرق كثيرة لقياس درجة النفاذية منها :

١ — طريقة مشاهدة التغير الذى يطرأ على الخلية وعلى الوسط الخارجى :

تحدث بعض المواد تغيراً ملحوظاً عند دخولها الخلية ويؤخذ هذا التغير دليلا على إنفاذ الجدار البروتوبلازمى لهذه المادة . ففى عام ١٨٨٦ اختبر Pfeffer درجة

انفاذ خلايا بعض النباتات لبعض الأصباغ ووجد أن بعضها مثل أزرق الميثيلين والسفرانين وبرتقالى الميثيل يمتصه النبات من محاليلها المخففة جداً وأنهذه الأصباغ تتراكم داخل الخلية إما على حالتها الذائبة أو على حالة راسب وعلىذلك يزداد تركيزها داخل الخلية عنه فى خارجها بينما لم تحدث بعض الأصباغ الأخرى أى تأثير فى الخلية مثل الأيوسين وأحمر الكونغو فاستدل على أن الغشاء البروتوبلازمى ينفذ النوع الأول من الأصباغ وأنها بعد نفاذها تتحد مع بعض محتويات الخلية لتكون مركبات أخرى لا ينفذها الغشاء ، أما الرواسب المتكونة داخل الخلية فتنتج من من اتحادها مع مركبات التنين .

واذا احتوى العصير الخلوى على مادة يتغير لونها بتغير الحموضة أو القلوية فإن هذه المادة تعتبر دليلا على قابلية انفاذ الغشاء البروتوبلازمى للأحماض والقلويات وقد استدل De Vries (١٨٧١) على دخول الأمونيا فى خلايا جذور البنجر من تحول لون الانثوسيانين (وهى المادة الملونة للعصير الخلوى لخلايا البنجر) من اللون الأحمر إلى اللون الأزرق .

وإذا احتوت الخلية على مادة من شأنها أن تحدث تفاعلا تكون نتيجته تكوين راسب داخل الخلية مع ملح معين دل ذلك على قابلية نفاذية هذا الملح إلى الداخل خلال الغشاء فمثلا إذا احتوت الخلية على ملح من أملاح الكالسيوم الذائبة فإن نفاذ أملاح الكربونات أو الاكسلات الذائبة إلى داخل الخلية تكوّن مع ملح الكالسيوم الراسب المناظر .

وبالمثل يمكن مشاهدة تفاعل بعض الأملاح الخارجة من الخلية مع الوسط الخارجى وبنفس الطريقة سواء بتغير اللون أو باحداث الراسب .

٣ — طريقة احداث البلزمة :

هذه الطريقة مبينة على حدوث البلزمة بسبب عدم تساوى معدل نفاذية كل من المادة الذائبة والمذيب خلال الغشاء ، وأن درجة نفاذية الماء أكبر من درجة نفاذية

المادة الذائبة فتحدث البلزمة . ويجب لنجاح هذه الطريقة أن يراعى أن يكون المحلول المستعمل لإحداث البلزمة زائد التركيز Hypertonic وأن يكون الملح أو المادة المذابة فى هذا المحلول من النوع القابل للنفاذ خلال الغشاء بمعدل أقل من قابلية نفاذ الماء حتى يمكن أن يحدث شفاء للبلزمة Recovery إذا تركت الخلية فى نفس المحلول مدة كافية .

فإذا فرضنا أنه لكى تحدث البلزمة فى خلايا طحلب الاسبيروجيرا Spirogyra فإنه يجب أن يكون تركيز محلول أزوتات البوتاسيوم ٠,٤ أساسى . وأن تركيز ٠,٣ أساسى من محلول كلورور الصوديوم كاف أيضاً لإحداث البلزمة ، فإن ذلك يعنى أن الخلية كانت أكثر نفاذية بالنسبة لأزوتات البوتاسيوم عنها فى حالة كلورور الصوديوم لأنها احتاجت من الأول محلولا أكثر تركيزاً لكى تحدث البلزمة . وإذا فرضنا أنه يلزم لشفاء البلزمة أن تبقى الخلية فى محلول كلورور الصوديوم مدة ثلاثين دقيقة وفى محلول أزوتات البوتاسيوم عشرين دقيقة فإن ذلك يعنى أيضاً أن الخلية تنفذ أزوتات البوتاسيوم بدرجة أكبر .

٣ — طريقة قياس درجة التوصيل الكهربائى للأنسجة أو للوسط الخارجى :

تزداد قدرة البروتوبلازم على التوصيل الكهربائى كلما زادت قدرته على النفاذية ذلك لأن الأيونات كلما زاد تركيزها فى المحلول كلما زادت درجة التوصيل الكهربائى لهذا المحلول . وتجرى هذه الطريقة بأن يوضع النسيج النباتى فى دائرة كهربائية متصل بها جلفانومتر ثم تقفل الدائرة الكهربائية ويقرأ الجلفانومتر وتسجل قراءته ثم يوضع النسيج فى محلول العنصر المراد اختبار درجة نفاذه فى الغشاء البروتوبلازمى ويترك بعض الوقت ثم تعاد قراءة الجلفانومتر . فإذا زادت قراءة الجلفانومتر دل ذلك على قدرة البروتوبلازم على إنفاذ هذا العنصر وبذلك يمكن قياس كمية ما نفذ من هذا العنصر خلال الغشاء . ويمكن قياس درجة توصيل المحلول الذى يحتوى على العنصر بدلاً من قياس درجة التوصيل الكهربائى للنسيج قبل وضع النسيج وبعده . فإذا

كان العنصر قابلا للنفاذ خلال الغشاء البروتوبلازمى فإن الجلفانومتر يقرأ قراءة أقل من القراءة الأولى وهذه القلة تتناسب طردياً مع سرعة اختفاء العنصر من المحلول الخارجى أى مع معدل نفاذيته إلى الخلية خلال الغشاء البروتوبلازمى .

كذلك وبنفس الطريقة يمكن قياس نفاذية الغشاء البروتوبلازمى للعناصر إلى الخارج أى إلى المحلول الخارجى الذى قد يكون ماءً مقطراً فتقاس درجة التوصيل الكهربائية للنسيج بعد وضع النسيج مدة كافية فى الماء أو تقاس درجة التوصيل الكهربائى للماء بعد وضع النسيج فيه مدة كافية .

٤ — طريقة التحليل الكيماوى للأنسجة والوسط الخارجى :

استخدمت طريقة تحليل العصير الخلوى للخلية تحليلا كيماوياً وكذلك التحليل الكيماوى للوسط الخارجى كطريقة لتقدير درجة نفاذية الغشاء البروتوبلازمى للعناصر المختلفة .

ولهذه الطريقة عيوب خصوصاً إذا اعتمد على تحليل النبات فقط ، أولها أنه لا يمكن الحصول على عينة تمثل العصير الخلوى تمثيلا صحيحاً بأحدى الطرق المعروفة لاستخلاص العصير الخلوى . وثانيها أنه عند تحليل هذه الأنسجة أو مستخلصاتها فإنه يدخل فى التحليل — زيادة على محتويات الفجوة — ما تحتويه المسافات البينية من محاليل وأملاح تكون قد تراكمت فيها بطريق التجمع السطحى وبذا تزداد القيمة الحقيقية لدرجة النفاذية . كما أن بعض العناصر قد تتحول بمجرد دخولها إلى الخلية الى مركبات أخرى يصعب تقديرها وبذلك تكون نتائج التحليل غير حقيقية .

العوامل التى تؤثر على النفاذية :

١ — درجة الحرارة :

تدل جميع التجارب على أن رفع درجة الحرارة يزيد من قابلية إنفاذ الجدار البروتوبلازمى للماء وأن خفضها يسبب العكس . أما بالنسبة الى تأثير رفع درجة

الحرارة على درجة نفاذ الذائبات فقد درس Eckerson (١٩١٤) تأثير درجات الحرارة المختلفة على معدل نفاذية الجدار البروتوبلازمى لأزوتات البوتاسيوم والجدول الآتى يبين بعض هذه النتائج :

استعملت خلايا	درجات الحرارة المئوية		
جذور النباتات الآتية	النفاذية زادت	النفاذية لم تتغير	النفاذية قلت
١ ـ الفجل	من ١٠° إلى ١٤°م من ٢٤° إلى ٤٠°م	من ١٨° إلى ٢٤°م	من ٤٠° إلى ٥٠°م
٢ ـ الخردل الأبيض	من ١٠° إلى ٣٠°م	من ٣٠° إلى ٤٥°م	
٣ ـ عباد الشمس		من ١٢° إلى ٢٠°م	من ٢٠° إلى ٤٠°م
٤ ـ البسلة	من ٦٠° إلى ١٥°م	من ١٥° إلى ٣٥°م	من ٣٥° إلى ٤٥°م

من هذا الجدول يتضح أن رفع درجة الحرارة يزيد من معدل نفاذ المواد الذائبة خلال الغشاء البلازمى حتى درجة معينة (تختلف باختلاف النباتات) . فإذا زادت درجة الحرارة بعد ذلك عن ٤٠°م فإن قدرة تحكم الغشاء البلازمى فى النفاذية تضعف حتى تنعدم تماماً حوالى درجة ٥٠°م ويطلق على درجة الحرارة التى يهلك عندها البروتوبلازم بالدرجة المميتة .

ويرجع هلاك البروتوبلازم واطلاق النفاذية الى تأثير درجة الحرارة على البروتوبلازم فتسبب تجمعه تجمعاً غير عكسى كما يحدث عند تسخين زلال البيض .

ويمكن ملاحظة التطور فى النفاذية إذا وضعت بضع أقراص من جذور البنجر المغسولة غسلا جيداً بالماء فى ماء مقطر ورفعت درجة حرارتها تدريجياً فنلاحظ أن الماء يأخذ فى التلون تدريجياً باللون الأحمر والسبب فى ذلك أن العصير الخلوى لجذور البنجر يحتوى على مادة ملونة تعرف بالانثوسيانين Anthocyanin وهذه فى الأحوال الطبيعية لا تنفذ من الغشاء البلازمى للخلية . أما إذا رفعت درجة الحرارة إلى الدرجة المميتة (وتقع بين ٤٠ ، ٦٠° وتختلف باختلاف النباتات) فإن الصبغة الحمراء تخرج دفعة واحدة وتلون الماء ويستمر خروج الصبغة حتى بعد إعادة الأقراص إلى الماء البارد .

أما إذا بردت أقراص البنجر إلى تحت درجة الصفر فإن النفاذية تتأثر كما لو رفعت درجة حرارة الأقراص إلى الدرجة المميتة فتقل قدرة تحكم الغشاء البلازمى فى الخلية . ومرجع ذلك إلى تغير طبيعة الغشاء البروتوبلازمى وتكوين الثلج فى سيتوبلازم الخلايا فيتمزق السيتوبلازم والغشاء البلازمى ولذلك تنساب المادة الملونة ولا تعود إلى حالتها الطبيعية بعد إعادة درجة حرارة الأقراص إلى الدرجة العادية .

٢ — الضوء :

تدل جميع الأبحاث على أن النفاذية تزداد فى الضوء وتقل فى الظلام فقد أبان Lepeschkin (١٩٠٩) أن النفاذية تزداد عند تعريض الوسادة الورقية لأوراق البقوليات للضوء وتقل عند نقلها إلى الظلام وقد تأيدت هذه النتائج بالأبحاث التى قام بها Blackman & Paine (١٩١٨) فقد لاحظا زيادة نفاذية خلايا بعض النباتات كالصفصاف *Salix babylonica* زيادة كبيرة عندما عرضت للضوء وأن النفاذية زادت بزيادة شدة الضوء . وأوضح Hoagland & Davis (١٩٢٣) أن خلايا طحلب *Nitella* امتصت الأملاح الذائبة بدرجة أكبر فى الضوء عنها فى الظلام وعزيت الزيادة فى النفاذية إلى أن الضوء كان مصدراً للطاقة فى عملية الامتصاص.

وتختلف تأثيرات أشعة الطيف المختلفة فى تأثيرها على النفاذية فالضوء الأحمر وهو أطول أمواج الطيف أقلها تأثيراً على النفاذية بينما نلاحظ أن الطيف البنفسجى وهو أقصر أمواج الطيف أكثرها تأثيراً على النفاذية فيزيدها .

٣ — المواد السامة والمخدرة:

للمواد المخدرة كالاثير والكلوروفورم تأثير كبير على النفاذية . ولدرجة تركيز هذه المواد فى بيئة النبات تاثير على معدلها فإذا وجدت بتركيزات قليلة فإن نفاذية الغشاء البروتوبلازمى تقل بدرجة ملحوظة ولكن هذا التأثير يكون عكسياً لأنه عند ابعاد تأثير هذه المواد فإن النفاذية تعود إلى حالتها الطبيعية . فقد وجد أوسترهاوت Osterhout (١٩١٣) أن نفاذية طحلب *Laminaria* قد انخفضت عندما وضعت فى محلول ١ ٪ من الاثير .

أما إذا وجدت هذه المواد بتركيزات عالية فى بيئة النبات فإن النفاذية تنخفض انخفاضاً مبدئياً فى أول الأمر ثم تعقبها زيادة كبيرة غير عكسية تؤدى إلى موت الخلايا كما أوضحت ذلك تجارب أوسترهاوت (١٩١٣) حينما وضع خلايا طحلب اللاميناريا فى محلول أثيرى تركيزه ٣ ٪ فلاحظ انخفاض النفاذية فيها انخفاضاً مبدئياً أعقبته زيادة كبيرة غير عكسية أدت إلى موت خلايا الطحلب .

ويعزى فساد أنسجة بعض الفواكه أثناء تخزينها كالتفاح والكمثرى إلى تراكم بعض منتجات التحول الغذائى كالاسيتالدهيد داخل خلاياها الأمر الذى يسبب زيادة نفاذيتها زيادة غير عكسية فتموت الخلايا وتفسد الثمار . ويؤثر الاسيتالدهيد وغيره من المواد السامة والمخدرة فى بعض أطوار السيتوبلازم فيسبب اذابته أو سيولته مما يؤدى الى اتلاف خواص الغشاء البروتوبلازمى .

٤ — المواد الذائبة فى بيئة النبات :

من المعروف أن محلول الملح الواحد له تأثير سام على النبات . غير أن هـــذا التأثير قد يخف أثره أو يتلاشى إذا ما خلط هذا المحلول بملح آخر مختلف التكافؤ .

وتعرف ظاهرة ابطال أحد الأملاح التأثير السام لملح آخر بظاهرة التضاد Antagonism فقد لاحظ Osterhout عندما أجرى تجاربه على طحلب اللاميناريا أنه عند غمس خلايا الطحلب فى محلول ملحى يحتوى كاتيونات أحد العناصر أحادية التكافؤ مثل الصوديوم أو البوتاسيوم أو الأمونيوم ازدادت نفاذية الغشاء البروتوبلازمى زيادة واضحة مستمرة أدت إلى موت خلايا الطحلب فى آخر الأمر . هذا مع ملاحظة تساوى تركيز الملح المستعمل مع تركيز أملاح ماء البحر الذى يعيش فيه الطحلب معيشة طبيعية .

وعندما غمست خلايا الطحلب فى محلول يحتوى على أحد العناصر ثنائية أو ثلاثية التكافؤ كالكالسيوم والباريوم والمغنسيوم والحديديك والألومنيوم فإن النفاذية تأثرت أيضاً بالزيادة .

أما اذا غمس الطحلب فى محلول يحتوى على خليط من ملحين أحدهما يحتوى على كاتيون أحادي التكافؤ (كالصوديوم) ويحتوى الثاني على كاتيون ثنائى التكافؤ (كالكالسيوم) فإن النفاذية لا تكاد تتأثر ، ويظهر أن كاتيونات الكالسيوم قد أبطلت بطريقة ما تأثير كاتيونات الصوديوم على النفاذية وبذلك لم تتأثر النفاذية بأحدهما وهذا ما يعرف بالتضاد.

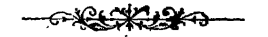
أما إذا استعمل ملحان : كاتيونات أحدهما أحادية التكافؤ وكاتيونات الآخر ثلاثية التكافؤ ، كانت ظاهرة التضاد أكثر وضوحاً أى أنه كلما بعدت الكاتيونات عن بعضها فى التكافؤ كلما ظهر التضاد بدرجة أوضح .

وقد استخدم أوسترهاوت فى تجاربه على التضاد طريقة التوصيل الكهربائى للأنسجة النباتية المختبرة . فقد لاحظ أن الأنسجة الحية السليمة تقاوم مرور التيار الكهربائى فى خلاياها مقاومة كبيرة أما الخلايا الميتة فإن التيار الكهربائى يمر فيها بمقاومة قليلة جداً فاستخدم هذه الطريقة لكى يظهر مدى تأثر الخلايا وحيويتها بمحاليل الأملاح المختلفة، فإذا تأثرت الخلايا وأصابها الضرر فإن مقاومتها لمرور التيار الكهربائى تقل وهذه القلة تتناسب مع مبلغ الضرر الذى لحق بالخلايا. فعندما قيست درجة مقاومة أقراص الطحلب للتيار الكهربائى وهو مغمور فى ماء البحر (وهى بيئته الطبيعية المحتوية على كثير من الأملاح الذائبة التى يضاد بعضها البعض) كانت درجة المقاومة كبيرة ودل ذلك على حيوية الخلايا . أما عند نقلها إلى محلول ملحى سوى الأزموزية مع ماء البحر من كلورور الصوديوم فإن مقاومة الأقراص لمرور التيار الكهربائى قلت . أى أن درجة توصيلها للتيار الكهربائى زادت ودل ذلك على أن درجة النفاذية قد زادت وأن الأنسجة قد لحقها الضرر . وحدث نفس الشىء عندما أجريت التجربة على محلول ملحى سوى الأزموزية من كلورور الكالسيوم. أما عندما وضعت الأقراص فى محلول ملحى مكون من خليط من كلورور الصوديوم وكلورور الكالسيوم فإن درجة التوصيل الكهربائى لم تتغير كثيراً عنها فى حالة استعمال ماء البحر .

ويطلق على محلول ماء البحر والمحاليل المشابهة التى تحتوى على أملاح عديدة مختلفة التكافؤ بالمحاليل المتزنة Balanced solutions ومن أمثلتها محاليل المزارع المائية كمزرعة نوب Knop وغيرها وكذلك ماء التربة . وفى هذه المحاليل توجد الأيونات المختلفة فى حالة اتزان فسيولوجى ويكون نتيجة هذا الاتزان أن تحتفظ خلايا الجذور بنفاذيتها الطبيعية .

٥ — الأس الأيدروجينى :

قدمنا أن الغشاء البرتوبلازمى ذو طبيعة غروية وأن دقائقه المنتثرة تحمل شحنات كهربائية كلها من نوع واحد فتجعلها متنافرة وتظل منتثرة فى وسط الإنتثار. فإذا تغير الأس الأيدروجينى فى الأطوار المجاورة للغشاء البروتوبلازمى كالماء المبلل لجدر الخلايا أو الفجوة العصارية نتيجة لما يحدث داخل الخلية من عمليات التحول الغذائى، فإن ذلك يؤثر على درجة نفاذية الغشاء تأثيراً واضحاً .



الباب السابع

تغذية النبات Plant Nutrition

إذ أحرق عضو نباتى فإن جميع مركباته الكربونية والأزوتية تتأكسد إلى ثانى أكسيد الكربون وأكاسيد الأزوت والماء ويتبقى دائماً الرماد الذى يتكون من العناصر المعدنية . وتتغير كمية الرماد الناتجة من الاحتراق فى أعضاء النبات المختلفة فتحتوى البذور مثلا حوالى ٣ ٪ من الرماد أما الجذور والسيقان فتتراوح نسبة الرماد فيهما بين ٤ — ٥ ٪ بينما تحتوى الأوراق من ١٠ — ١٥ ٪ . كما تختلف نسبة الرماد فى الأعضاء المختلفة على درجة خصوبة التربة والعوامل الجوية فتزداد فى التربة الغنية بالعناصر الغذائية كما يساعد الهواء الجاف على زيادة محتوى أعضاء النبات من الرماد .

وتحصل النباتات الخضراء على ما يلزمها من عنصر الكربون وبعض الأكسجين من الهواء الجوى بينما تمتص العناصر الأخرى مذابة فى ماء التربة .

وقد عنى الباحثون القدماء بدراسة العناصر التى يتطلبها النبات بكميات كبيرة خصوصاً الأزوت والبوتاسيوم والفوسفور والكالسيوم والكبريت والمغنسيوم والحديد . وقد اعتبرت هذه العناصر أساسية فى نمو النبات . أما العناصر الأخرى التى وجدت فى أعضاء النبات المختلفة فقد اعتبرت حينئذ أنها غير ضرورية للنمو وأنها توجد بطريق الصدفة . وقد دلت الأبحاث الحديثة على أهمية بعضها ولو أن النبات لا يستنفذ منها إلا كميات ضئيلة جداً .

ومنذ عام ١٨٦٥ استعمل نوب Knop وغيره المزرعة المائية لإختبار أهمية العناصر المختلفة فى تغذية النبات ووجد أن هناك عشرة عناصر أساسية لنمو النبات هى:

الكربون والإيدروجين والأكسجين والأزوت والفوسفور والبوتاسيوم والكالسيوم والمغنسيوم والكبريت والحديد .

والآتى تركيب محلول نوب الذي لا يزال يستعمل فى المزارع المائية حتى الآن :

أزوتات كالسيوم	٠,٨ جرام
أزوتات بوتاسيوم	٠,٢ «
فوسفات بوتاسيوم	٠,٢ «
كبريتات مغنسيوم	٠,٢ «
فوسفات حديد	آثار

تذاب هذه الكمية فى لتر ماء مقطر .

ويلاحظ أن هذا المحلول يحتوى على سبعة عناصر فقط من السابق ذكرها أما الكربون فيمتصه النبات وبعض الأكسجين من الهواء الجوى كما أوضحنا . ويحصل على الايدروجين والجزء الأكبر من الأكسجين من جزىء الماء الممتص من التربة.

وهذا تركيب أحد المحاليل الغذائية الحديثة التى استعملها Gregory and Baptiste (١٩٣٦) .

فوسفات الصوديوم أحادية الايدروجين	٠,٨٤ جم
أزوتات الصوديوم	٣,٠٣ «
كبريتات البوتاسيوم	٠,٦٢ «
كلورور الكالسيوم	٠,١٢ «
كبريتات المغنسيوم المائية	٠,٤٢ «

ويستعمل هذا التركيب فى تغذية النباتات المزروعة فى مزرعة رملية وتكفى هذه الكمية لتغذية نباتات مزروعة فى أصيص يحتوى على ١٠ أرطال (انجليزية) من الرمل بعد إذابتها فى الماء وإضافة آثار من كلورور الحديديك وكبريتات المنجنيز .

ويلاحظ عدم إضافة كل هذه الكمية مرة واحدة وإلا سبب ذلك هلاك النباتات

المزرعة خصوصا فى طور الإنبات، بل يجب أن تقسم على دفعتين أو ثلاثة حسب نوع النبات المزروع وخطة التجربة .

وتنقسم العناصر حسب أهميتها فى حياة النبات إلى قسمين :

القسم الأول : العناصر الضرورية Essential elements

القسم الثانى : العناصر غير الضرورية Non-essential elements

العناصر الضرورية Essential elements

وقد سميت هذه العناصر بالعناصر الضرورية نظراً لأن غياب أحدها يسبب نقصاً فى نمو النبات وقد تظهر على النبات أعراض نقصه وقد يؤدى هذا النقص إلى عدم استكمال النبات لدورة حياته . وكل عنصر من هذه العناصر يقوم بدور خاص فى حياة النبات ولا يمكن أن يعوّض فقده عنصر آخر .

وقد قسمت العناصر الضرورية إلى قسمين :

١ — عناصر يحتاجها النبات بكميات كبيرة وتسمى بالعناصر الكبرى Major elements وهى العناصر العشر التى سبق ذكرها .

٢ — عناصر يحتاجها النبات بكميات ضئيلة وتسمى بالعناصر الصغرى Trace elements منها المنجنيز والبورون والنحاس والزنك والمولبدينم .

ولقد تأخر الكشف عن أهمية هذه العناصر الصغرى لأن الأملاح التى كانت تستعمل فى إمداد النباتات بالعناصر الكبرى لم تكن نقية تماما ومن المحتمل أنها كانت تحتوى على شوائب من العناصر الصغرى مما لم يلفت النظر إلى أهميتها . كما أن الماء الذى استعمل فى هذه التجارب لم يكن نقياً وربما احتوى على آثار من هذه العناصر. كذلك الأوعية التى استخدمت لم يراع فى اختيارها أن تكون ملساء السطح وغير منفذه مما دعا إلى تسرب بعض العناصر الداخلة فى تركيبها إلى محلول المزرعة .

وقد أمكن تلافى هذا النقص فى التجارب الحديثة ولذلك ظهرت أهمية هذه العناصر الصغرى .

العناصر غير الضرورية Non-essential elements

ومن أمثلتها الكلور والصوديوم والسليكون والألومنيوم واليود. وقد اعتبرت أنها غير ضرورية لأنه لم يثبت حتى الآن على الأقل أهميتها للنبات ولو أنها توجد فى رماده .

المزارع الصناعية Artificial cultures

تستعمل المزارع الصناعية لإختبار أهمية عنصر معين فى نمو النبات . والمزارع الصناعية التى تستعمل هى المزرعة المائية ، والمزرعة الرملية .

المزرعة المائية Water culture

وتمتاز هذه المزارع بأن الجذور لا تحيطها أجزاء صلبة بل تنمو فى وسط مائى تتوفر فيه جميع الأملاح المعدنية اللازمة كما تمتاز أيضاً بسهولة إجرائها وإمكان التحكم فى كمية ونوع العنصر المضاف. ومن مزاياها أنه يمكن الحصول على المجموع الجذرى سليما كما يمكن مراقبة نموه .

ويلزم لنجاح تجارب المزرعة المائية أن يكون الماء المستعمل نقياً تماماً وأن تكون الأملاح على درجة عالية من النقاء وأن تكون الأوعية المستعملة نظيفة وغير مسامية والأفضل أن تكون من الزجاج الجيد حتى لا تتداخل هذه العوامل فى نتيجة التجارب .

ولإجراء التجربة يحضر محلولان أحدهما كامل العناصر الضرورية والآخر ينقصه العنصر المراد اختباره . ويوضع كل نوع من هذه المحاليل فى أوعية خاصة عليها علامات مميزة ثم تنبت البدور فى الرمل النقى أو نشارة الخشب أو ورق الترشيح . وعند تمام إنباتها تنقل باحتراس وتثبت فى أغطية هذه الأوعية بحيث يتدلى الجذير فى المحلول . وقد تصنع هذه الأغطية من الخشب المثقب أو الفلين المغطى بالشمع . وعند بلوغ المجموع الخضرى درجة معينة من النمو فإنه يستحسن أن توضع له دعامة ليبقى النبات فى وضعه الأصلى .

هذا ويجب ملاحظة تمرير تيار هوائى فى ماء المزرعة على شكل فقاعات صغيرة هادئة كما يجب تغيير محلول المزرعة من حين لآخر كلما اقتضى الأمر للمحافظة على اتزان المحلول .

المزرعة الرملية Sand culture

يستعمل الرمل فى هذه المزرعة بدلا من الماء . ولا بد أن يكون الرمل نظيفاً خالياً من العناصر الغذائية وأن يكون ذا درجة من النعومة المناسبة تسمح بالتهوية الجيدة والاحتفاظ بالماء .

وفى هذه المزارع لا تنبت البذور فى الخارج بل توضع فى المزرعة الرملية مباشرة وتزود المزرعة بالمحاليل الغذائية المناسبة بين حين وآخر ويضاف الماء كلما اقتضى الأمر ، ويراعى فى تحضير المحاليل الغذائية ما روعى فى المزرعة المائية .

ومن مميزات هذه المزرعة أن الجذور تنمو فى وسط مشابه إلى حد كبير للوسط الطبيعى للنبات . أما عيوب هذه المزرعة فهو عدم إمكان الحصول على المجموع الجذرى سليما تماماً كما لا يمكن مراقبة نمو الجذور بخلاف الأمر فى المزرعة المائية .

ولتحضير المحاليل الغذائية فى المزرعتين السابقتين يجب أن يراعى أن تحتوى المزرعة على جميع العناصر الكبرى والصغرى التى سبق ذكرها.

ويراعى عند إضافة العناصر الصغرى ألا يتعدى تركيز العنصر من ٠,٠١ — ٠,٥ جزء من المليون بينما تضاف العناصر الكبرى بنسبة تتراوح بين ٥٠ — ١٠٠٠ جزء من المليون .

ويتراوح الضغط الأزموزى للمحاليل الغذائية المناسبة بين ٠,٥ — ١ ضغط جوى

أهمية العناصر المختلفة فى تغذية النبات :

قد تدخل العناصر الممتصة مباشرة فى تكوين بروتوبلازم الخلية وجدارها وقد تتراكم بصورة أيونات حرة فى العصير الخلوى للخلية، ويؤدى تراكمها إلى رفع قيمة الضغط الأزموزى للخلية . وقد عنى الباحثون عناية خاصة بدراسة أهمية العناصر فى تغذية النبات والدور الذى تقوم به فى حياته . .

العناصر الكبرى : Major elements

الكربون الايدروجين والاكسجين :

تدخل هذه العناصر فى تركيب أغلب المركبات العضوية فى النبات كالبروتينات والكربوايدرات والمواد الدهنية والمواد الشمعية والكحولات وغيرها . ويأخذ النبات ما يلزمه من الكربون على صورة ك ا٢ من الهواء الجوى الذى يوجد فيه بتركيز ٠٣, ٪ أما الايدروجين والجزء الأكبر من الاكسجين اللازم له فيأخذه على صورة جزىء الماء الممتص من التربة ويأخذ القليل من الأكسجين الجوى ويستهلكه فى عملية التنفس .

الأزوت :

يدخل هذا العنصر فى تكوين الأحماض الأمينية والأميدات والبروتينات وهى أهم مكونات البروتوبلازم وكذلك يدخل فى تركيب جزىء الكلوروفيل . وقد يتحد مع الكبريت ليدخل فى تكوين البروتينات ومع الفسفور ليكون الحامض النووى والبروتينات النووية . ويكون الأزوت من ١ — ١٠ ٪ من الوزن الجاف للنبات .

ويأخذ النبات الأزوت اللازم له من التربة على صورة أزوتات أو نشادر نضاف إليها على صورة أسمدة . وللنباتات البقولية القدرة على الاستفادة من الأزوت الجوى عن طريق البكتريا العقدية التى تعيش على جذورها وتمد النباتات بالأزوت اللازم لها . كما أن هناك أنواعاً من البكتريا التى تعيش فى التربة يمكنها أن تثبت الأزوت الجوى فى التربة مثل بكتريا الأزوتوباكتر .

ويؤدى نقص هذا العنصر فى النبات إلى ظهور أعراض خاصة . فقد لاحظ Gregory and Richards (١٩٢٩) انخفاض معدل التفريع فى نباتات الشعير التى ينقصها الأزوت كما يتأخر موعد ظهور الأوراق ويصغر حجمها ويصير لونها أخضراً فاتحاً ويقل محتواها المائى عن أوراق النباتات المسمدة تسميداً كاملا . وقد أوضح هذان الباحثان أن نقص هذا العنصر يؤدى إلى نقص معدل عمليتى التنفس والتمثيل

وتكوين البروتين ويقل نشاط المناطق المرستيمية مما يؤدى إلى زيادة المحتوى الكربوايدراتى فى النباتات . ويؤخذ من نتائج أبحاث Gregory & Baptiste (١٩٣٦) ، سعيد وندا (١٩٥٠) أن محتوى الأوراق للسكروز قد زاد زيادة واضحة بينما لم يتغير محتوى الأوراق بالسكريات المختزله فى نباتات الشعير ناقصة الأزوت .

وتأخذ أوراق النباتات التى تعانى نقصاً فى الأزوت فى الإصفرار من أسفل إلى أعلا ذلك لأن الأزوت ينقل إلى مناطق النشاط العليا فى النبات فتحرم منها الأوراق السفلى التى تبدأ فى الاصفرار .

البوتاسيوم :

لا يدخل هذا العنصر فى تكوين المواد العضوية فى النباتات ومع ذلك فإنه يلعب دوراً هاماً فى عمليات البناء البروتينى ولذلك فإنه يكثر فى مناطق النشاط المرستيمى ويوجد على حالة ذائبة فى العصير الخلوى مما يؤدى إلى رفع قيمة الضغط الأزموزى للخلايا فتزداد قوة امتصاصها للماء .

ويؤدى نقص هذا العنصر إلى تلون الأوراق بلون أصفر فاتح مع إزدياد محتواها المائى وتموت الأوراق سريعاً وبمجرد تفتحها ، وهذا يحدث عادة إذا كان المحلول الغذائى يحتوى على نسبة عالية من الصوديوم وعلى كمية من الكالسيوم تكاد تسد حاجة النبات . أما فى المحاليل الغذائية التى يكون فيها الكالسيوم بكمية أكبر مما يحتاجه النبات وكمية ضئيلة نسبياً من الصوديوم فإن أعراض نقص البوتاسيوم الحقيقية لا تظهر على النبات لأن جذوره تحت هذه الظروف السابق ذكرها تعجز عن امتصاص حاجتها من الفسفور الموجود فى التربة وينتج عن ذلك ظهور أعراض نقص الفسفور التى تخفى تحتها أعراض نقص البوتاسيوم الحقيقية .

وقد أوضح Gregory and Richards أن هذا العنصر عامل مهم فى امتصاص (ك ا٢) من الجو وهذا هو السبب فى انخفاض معدل عملية التمثيل الكربونى فى النباتات ناقصة البوتاسيوم . ويظهر أن دوره فى عملية التمثيل الكربونى هو دور

العامل المساعد . وقد أوضح White (١٩٣٦) أن النشاء يتراكم فى النباتات ناقصة البوتاسيوم لأن نقصه يسبب تعطل أنزيم الأميليز فلا يتحلل النشاء إلى سكريات .

وقد أجمعت البحوث الحديثة على أهمية البوتاسيوم فى فسفرة السكر فى خلايا النبات وهى الخطوة الأولى الأساسية فى جميع عمليات التحولات الغذائية .

وتظهر أعراض نقصه فى الأوراق السفلى أولا وتنتشر تدريجياً إلى الأوراق العليا لأن أيون البوتاسيوم ينتقل دائماً إلى مناطق النشاط العليا فى حالة نقصه .

الفوسفور :

يدخل هذا العنصر فى تركيب كثير من المواد العضوية التى تدخل فى تكوين البروتوبلازم كالبروتينات النووية والادنوسين ثلاثى الفوسفات والليبويدات .. الخ كما يوجد أيون الفوسفور بحالة حرة فى الخلية .

وأعراض نقص هذا العنصر هو تلون الأوراق بلون أخضر داكن واحتوائها على كمية كبيرة من صبغة الأنثوسيانين وتموت الأوراق مبكراً ويتعطل نمو الساق تعطلا كبيراً . ويؤدى نقص الفوسفور إلى انخفاض معدل عمليتى التمثيل والتنفس كما يقل النشاط المرستيمى والبناء البروتينى ، ولا يتغير المحتوى السكرى فى النباتات ناقصة الفوسفور عنه فى النباتات كاملة التسميد ولكن نسبة السكروز إلى السكريات المختزلة تقل عند نقص الفوسفور كما ظهر من تجارب Gregory & Baptiste (١٩٣٦) وسعيد ندا (١٩٥٠) وقد أوضح الأخيران (١٩٤٩) أهمية الفوسفور فى نشاط أنزيم الأنفرتيز فأظهرت نتائج أبحاثهما أنه عند تغذية أوراق نباتات الشعير ناقصة الفوسفور بمحلول السكروز لم يتمكن أنزيم الأنفرتيز من تحليل هذا السكر وامتصاص نواتج تحلله لضعف نشاط الأنزيم فى غياب الفوسفور . أما عند إضافة الفوسفات إلى المحلول الغذائى السكرى فإن الأنزيم استعاد قدرته التحليلية فقام بتحليل السكروز فى المحلول الغذائى وامتصت الأوراق نواتج التحليل .

الكلسيوم :

لهذا العنصر أهمية خاصة فى جميع النباتات الخضراء فهو علاوة على فائدته فى إبطال

ضرر العناصر أحادية التكافؤ كالصوديوم والبوتاسيوم بعملية التضاد ، فإنه يقوم بمعادلة الأحماض العضوية الضارة بالنبات مثل حامض الأكساليك الذى ينتج من عمليات التحول الغذائى . ويتحد الكلسيوم مع مادة البكتين مكوناً بكتات الكلسيوم فى الصفيحة الوسطية بين الخلايا . وقد أشار كثير من الباحثين إلى دخوله فى تركيب بروتوبلازم الخلية . وتختلف حساسية النبات لهذا العنصر ، فالبقوليات والبنجر والكرنب تظهر عليها أعراض نقصه بسرعة نظراً لاحتياجاتها الكثيرة منه .

ونظراً لأن هذا العنصر قليل الحركة فى النبات ، فإن أعراض نقصه تبدأ فى الظهور على الأوراق الحديثة فى القمة النامية فتبدو حوافيها غير منتظمة التكوين وتظهر عليها أشرطة رفيعة صفراء وقد تتبقع ببقع بنية .

الكبريت :

تمتص النباتات هذا العنصر على صورة أيون الكبريتات ويبقى الكثير منه فى حالة أيونية فى الفجوة ، ويدخل الباقى منه فى تركيب البروتينات والمواد الطيارة . وتعتبر نباتات العائلة الصليبية كالفجل والكرنب والقرنبيط والخردل غنية بهـذا العنصر . ويبدو أن هذا العنصر ضرورى لتكوين جزىء الكلوروفيل فى النبات ولو أنه لا يدخل فى تركيبه . كما أنه ضرورى لتكوين العقد البكتيرية .

ويسبب نقص هذا العنصر خفض المحتوى البروتينى للنبات لأنه يدخل فى تكوين الحامض الأمينى « سستين » Cystine ويضعف نمو المجموع الخضرى وتصفر الأوراق وتتبقع ببقع حمراء .

ونظراً لأن هذا العنصر قابل للانتقال فإن أعراض نقصه فى النباتات تظهر فى الأوراق السفلى أولا ثم تنتشر إلى أعلا .

المغنسيوم :

يدخل هذا العنصر فى تكوين جزىء الكلوروفيل ويحتاج النبات منه كميات قليلة . وتحتاج بعض الأنزيمات لعنصر المغنسيوم لتنشيطها كأنزيم الفوسفاتيز . ويبدو

أن لهذا العنصر أهمية خاصة فى امتصاص الفسفور . فقد أظهرت التجارب أنه بزيادة عنصر المغنسيوم فى التربة يزداد محتوى النبات من الفوسفور .

وأعراض نقص هـــذا العنصر هو اصفرار الأوراق لعجز النبات عن تكوين المادة الخضراء وتظهر هذه الأعراض مبتدئة بالأوراق السفلى ثم الأوراق التى تعلوها لأن هذا العنصر قابل للانتقال فى النبات .

الحديد :

يحتاج النبات إلى كميات ضئيلة من هذا العنصر ومع ذلك فله أهمية كبيرة فى تكوين مادة الكلوروفيل ولو أنه لا يدخل فى تركيبها . وتظهر على النباتات الفقيرة فى هذا العنصر أعراض الإصفرار Chlorosis . ويدخل الحديد فى تركيب أنزيمات التأكسد ومن هنا تتضح أهميته فى عمليات الأكسدة التى تحدث فى خلايا النبات .

ونظراً لأن هذا العنصر غير قابل للتحرك فى النبات ، فإن نقصه لايؤدى إلى تحركه إلى مناطق النشاط الطرفية وعلى ذلك فإن القمم النامية وما تحمل من أوراق حديثة التكوين هى أول ما يظهر عليها أعراض نقصه فيصفر لونها وقد تبدو عاجية اللون ثم لا تلبث أن تتبقع ببقع بنية وتحترق فى آخر الأمر بينما تظل الأوراق السفلى خضراء .

ومما استرعى أنظار الباحثين احتواء الأوراق التى ظهرت عليها أعراض نقص الحديد ، على كمية منه تكاد تساوى كميته فى الأوراق الخضراء . وقد فسرت هـذه الظاهرة بأن الحديد يوجد فى أوراق النباتات على صورتين :

(ا) الحديد النشط وهو الحديد الذى يوجد فى الأوراق وله علاقة مباشرة بتكوين المادة الخضراء وتزداد كميته بازدياد المادة الخضراء .

(ب) الحديد غير النشط وهذا النوع ليس له علاقة بتكوين المادة الخضراء .

وعلى ذلك فإن نسبة الحديد غير النشط إلى الحديد النشط تكون هى الغالبة فى الأوراق المصابة بالاصفرار بينما ينعكس الوضع بالنسبة للأوراق الخضراء .

من ذلك نرى أن الحديد قد يكون متوفراً فى الأوراق ومع ذلك تظهر عليها أعراض نقصه مع توفره فى التربة .

ولعل السبب فى وجود الحديد غير النشط فى الأوراق هو احتوائها على تركيزات عالية من الزنك والرصاص والمنجنيز والكلسيوم التى تعمل على تحويل الحديد النشط الممتص إلى حديد غير نشط فتظهر أعراض نقصه على النبات .

العناصر الصغرى Trace elements

البورون :

تحتاج النباتات إلى كمية ضئيلة من هذا العنصر تضاف كأجزاء من المليون إلى مزارع التجارب . وقد وجد أن الكيلو جرام من حبوب الشعير الجافة تحتوى على ٢ ملليجرام منه ، بينما يحتوى الكيلوجرام من الطماطم على ١٩١ ملليجرام .

وأعراض نقص هذا العنصر هو تشوه الأطراف النامية واسمرارها كما يسبب نقصه تشقق السيقان وترتفع درجة حموضة الخلية فتشل عملية التحول الغذائى ويتحلل بروتوبلازم الخلية تدريجياً حتى يموت .

المنجنيز :

يوجد فى جميع أجزاء النبات خصوصاً قصرات البذور . ويقوم بدور العامل المساعد فى عمليات التأكسد والاختزال التى تحدث داخل النبات . ويظهر أن هناك علاقة بين عنصرى الحديد والمنجنيز تظهر من تعطل انتاج المادة الخضراء عند نقصه فتصفر الأوراق ويهبط محتواها الكربوايدراتى وتسود الأوراق حديثة التكوين ثم يموت النبات جميعه مبتدئياً بالقمة النامية .

النحاس :

لم يعرف على وجه التحديد الدور الذى يقوم به هذا العنصر فى النبات . إلا أنه ثبت وجوده فى المراكز الفعالة لبعض أنزيمات التأكسد ويعمل على تنشيطها وهو يوجد فى جميع أجزاء النبات وخاصة فى البذور .

ومن أعراض نقصه فى أشجار الموالح والكمثرى احتراق حواف الأوراق وموت القمم النامية .

الزنك والمولبدينم :

ثبت بصفة قاطعة أهمية هذين العنصرين فى تغذية النباتات ونموها نمواً طبيعيا . إلا أن الدور الذى يقوم به هذين العنصرين فى النبات لم يمكن تحديده على وجه الدقة .

ومن أعراض نقص الزنك تكون الأوراق الصغيرة فى التفاح . وظهور قم الأوراق البيضاء فى نبات الذرة .

أما المولبدينم فإن نقصه فىالقرنبيط يسبب وقف نمو نصل الأوراق ونمو العرق الوسطى فقط وسقوط الأزهار فى الطماطم .

هجرة العناصر الغذائية

Migration of Nutrient Elements

يعتبر Deleano أول من درس موضوع هجرة العناصر وكان ذلك عام ١٩٠٧ ولكنه لم ينشر نتيجة أبحاثه إلا عام ١٩٣١ .

ويعتبر Deleano أن النبات أو العضو النباتى يمر أثناء حياته فى مراحل ثلاث :

المرحلة الأولى : مرحلة البلوغ Adolescense stage

وتمتاز هذه المرحلة بسرعة النمو وتراكم العناصر فى جسم النبات أو العضو .

المرحلة الثانية : مرحلة النضج Maturity stage

ولا يتغير فى هذه المرحلة المحتوى الرمادى للنبات أو العضو . وقد يزداد المحتوى الكربوايدرتى والوزن الجاف .

المرحلة الثالثة : مرحلة الشيخوخة Senescence stage

وفيها تهجر العناصر الأرواق ومنها إلى الساق فالجذر ثم تعود إلى التربة ويسبق ذلك فقد النبات لجزء من مائه .

ويعزو هذا العالم وجود هذه المراحل الثلاث إلى التغير فى نفاذية الغشاء البلازمى. ففى المرحلتين الأولى والثالثة تزداد نفاذية الغشاء للعناصر وتنعدم نفاذيته لها فى المرحلة الثانية. وأثناء المرحلة الأولى يكون البروتوبلازم سريع النمو فيزيد امتصاص وتراكم العناصر فى الخلية. أما فى المرحلة الثالثة فيكون البروتوبلازم قد اكتمل نموه وفقد سيطرته على نفاذ العناصر فتنساب منه إلى التربة.

وقد وجد Bossie فى أبحاثه على نبات القمح أن الأزوت والفوسفور يهاجران من الأوراق إلى الساق أثناء المرحلة الثانية ويبقيان فى الساق إلى حين الحاجة اليهما فى تكوين السنابل، بينما ينساب البوتاسيوم مباشرة إلى التربة نظراً إلى عدم الحاجة اليه فى تكوين السنابل.

ويظهر أن هناك عمليتان متمشيتان بجانب بعضهما أثناء حياة النبات: احداهما دخول هذه العناصر من التربة والثانية خروجها اليها، ففى المرحلة الأولى يكون معدل دخولها أكبر من معدل خروجها فتتراكم فى خلايا النبات. وفى المرحلة الثانية يتساوى مقدارهما ولهذا فإن المحتوى الرمادى لا يتغير فيها. أما فى المرحلة الثالثة فإن معدل خروج العناصر يكون أكبر كثيراً من معدل دخولها فينساب أكثرها إلى التربة.

الباب الثامن

الأنزيمات Enzymes

تنشط الأنزيمات معظم التفاعلات الكيماوية التى تحدث داخل الخلايا الحية — حيوانية كانت أو نباتية — فهى تؤثر تأثيراً مباشراً فى سير التفاعل فى اتجاه معين .

هناك رأى ينادى بأن التفاعل الكيماوى الذى ينشطة الأنزيم يسير ببطء شديد فى غيابه ، وهناك رأى آخر يقول بأن الأنزيم هو الذى يساعد تفاعلا كيماويا لا يبدأ فى غيابه .

والأنزيم أو الخميرة هى مادة عضوية ذات تركيب عضوى ، تتأثر بالحرارة ويفرزها بروتوبلازم الخلايا . وهى تساعد على سرعة التفاعلات دون أن تستهلك أو تدخل فى نواتج التحليل . وبمعنى آخر فالأنزيم ما هو إلا عامل مساعد حيوى من نوع خاص Biological catalyst . وكل الأنزيمات التى أمكن تحضيرها حتى الآن ذات طبيعة بروتينية .

وعندما اكتشفت الأنزيمات لأول مرة أعطيت أسماء لا توضح طبيعة عملها كأنزيمات الببسين والتربسين والدياستيز . أما الطريقة المتبعة حديثاً فى تسميتها فهى إضافة المقطع « يز » إلى المادة التى يؤثر عليها — مثل أنزيم اليوريز الذى يحلل اليوريا إلى النشادر وثانى أكسيد الكربون . والبروتييز الذى يحلل البروتين إلى الأحماض الأمينية ، والسكريز الذى يحلل السكروز إلى الجلوكوز والفركتوز .

وجود الأنزيمات فى الخلية وطرق استخلاصها :

توجد بعض الأنزيمات فى عصير الخلية بحالة طليقة ، ويمكن الحصول على هذا النوع من الأنزيمات من عصير الفواكه مثلا ، وهناك نوع آخر من الأنزيمات مرتبط

بطريقة ما ببروتوبلازم الخلية ولا يمكن استخلاصه بكمية وافرة إلا بعد معاملة الخلايا معاملة خاصة . فمثلا يستخرج أنزيم المولتيز من مولت الشعير بمعاملته بمحلول ملحى . بينما تحضر أنزيمات البروتينيز والمولتيز والأميليز من كرات الدم الحمراء باستعمال محلول مخفف من الجلسرين . وهناك من الأنزيمات ما هو مرتبط بالخلية ارتباطاً وثيقاً ولا يمكن استخلاصها إلا بعد معاملة الخلايا معاملة من شأنها أن تتلف الخلية دون أن تتأثر الأنزيمات ، فمثلا يستخلص أنزيم السكريز (الانفرتيز) بعد معاملة الخلايا بالتوليوين أو الكلوروفورم ، وأنزيم معقد الزيميز Zymase complex يطحن فطر الخميرة مع الرمل ثم ترشيح المستخلص .

تنقية المستخلص الأنزيمى :

تعتبر عملية تنقية المستخلصات الأنزيمية من العمليات الصعبة نظراً لوجود الأنزيمات بتركيزات مخففة فى مستخلصاتها وكذلك لعدم ثباتها ولطبيعتها الغروية .

وأهم الطرق المستعملة فى التنقية هى :

١ — الترسيب الجزئى Fractional precipitation

والطريقة أن يضاف الكحول أو الأسيتون إلى المستخلص الأنزيمى أو بإجراء عملية التمليح Salting out بواسطة كبريتات الأمونيوم أو كبريتات المغنسيوم أو أملاح أخرى .

٢ — التجمع السطحى عند أس ايدروجينى مناسب

ويستخدم فى هذه العملية فوسفات ثلاثية الكالسيوم أو كريم الألومنيوم (ايدروكسيد الألومنيوم) أو الكاؤولين . وتستخدم القوة المركزية الطاردة فى فصل المادة المجمعة ومعها الأنزيم عن المحلول . أما المادة المترسبة فتعامل بمحلول منظم قلوى لطرد الأنزيم فينفرد الأنزيم فى المحلول . وعند استعمال القوة المركزية الطاردة مرة أخرى تتخلص من المادة المجمعة ويبقى المحلول المنظم وبه الأنزيم الذى يمكن فصله عن المحلول باستعمال عملية الفصل الغشائى Dialysis .

٣ — التبلور :

ويكون ذلك باختيار مذيب خاص يذيب الأنزيم دون الشوائب العالقة به ثم يرشح المحلول ويركز محلول الأنزيم ثم يبرد فيترسب . وقد تمكن Sumner (١٩٢٦) من تحضير أنزيم اليوريز على هيئة بلورات مثمنة باستعمال الأسيتون فى إذابتها .

٤ — استعمال القوة المركزية الطاردة العالية Ultracentrifuge

٥ — استعمال الفصل الكهربائى Electrophoresis

طبيعة الأنزيم النقى :

سبق أن أوضحنا أن جميع الأنزيمات التى أمكن فصلها حتى الآن ذات طبيعة بروتينية . على أن البروتين لا يكون كل جزىء الأنزيم بل يكون جزءاً منه . أما الجزء الآخر فيكون غير بروتينى . وقد اعتبر Willistatter أنزيم السكريز — وربما كل الأنزيمات بوجه عام — أنها تتكون من مادة كيماوية فعالة محمولة على نواة كبيرة غروية وقد تكون هذه المادة الكيماوية ذات اتصال وثيق بالنواة الغروية أو يكون اتصالها ضعيفاً . وفى هذه الحالة الأخيرة يمكن فصلها عن النواة الغروية وتسمى بالمرافق الأنزيمى Co-enzyme .

وعلى ذلك فيطلق على الأنزيم بجزئيه «الأنزيم الكامل» Holo-enzyme ، وعلى المادة الغروية « الأنزيم المجرد » Apo-enzyme ، وعلى المادة الكيماوية « المرافق الأنزيمى » Co-enzyme .

العوامل التى تؤثر على النشاط الأنزيمى :

١ — تركيز الأنزيم ومادة التفاعل :

دلت التجارب التى أجريت فى أنبوبة الاختبار على أن سرعة تحلل مادة التفاعل تتناسب تناسباً طردياً مع كمية الأنزيم المضافة . وهذا ما يحدث فعلا خصوصاً فى بداية التفاعل وعندما يكون تركيز مادة التفاعل عالياً . ولكن بعد أن يستمر التفاعل

مدة من الزمن فإن تركيز مادة التفاعل يقل وتراكم نواتج تحليله فى وسط التفاعل فتؤثر فى سرعته وتقللها طبقاً لقانون فعل الكتلة Law of mass action

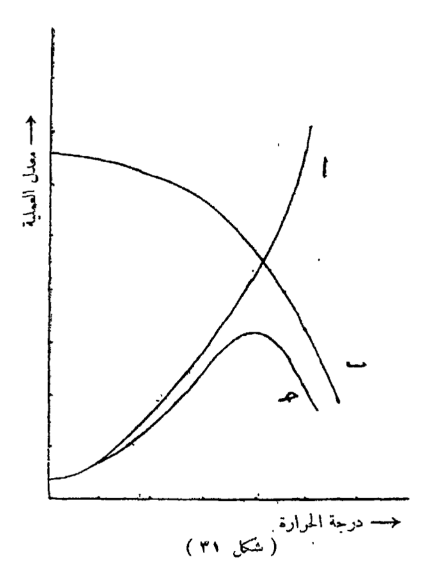
٢ — درجة الحرارة :

من المعروف من قوانين الكيمياء الطبيعية أن رفع درجة حرارة التفاعل الكيماوى ١٠ درجات مئوية يؤدى إلى زيادة سرعته مرتين أو ثلاث مرات . بينما فى التفاعلات الطبيعية فإن هذه الزيادة تكون بين ١,٢ — ١,٣ من سرعة التفاعل .

وحيث أن الأنزيمات تقوم بتنشيط التفاعلات الكيماوية العادية ، فإن تأثير الحرارة على سرعتها يكون مماثلا لمثيله فى التفاعلات الكيماوية العادية وهذا ما يحدث عادة عند رفع درجة حرارة الأنزيم ومادة التفاعل إلى ما يقرب من درجة ٥٠° وبعدها يبدأ الأنزيم فى التأثر أو التلف بالحرارة العالية . وعلى ذلك فإن معدل التفاعل يأخذ فى الانخفاض فى الدرجات العالية نظراً إلى عدم ثباته عندها ، إذ أنه يتجمع تجمعاً غير عكسى كما يحدث عند تسخين زلال البيض . و (شكل ٣١) يبين مدى النشاط الأنزيمى فى درجات الحرارة المختلفة . فالخط البيانى (ا) يبين تأثير الحرارة فى التفاعل الكيماوى البحت . والخط البيانى (ب) يبين العلاقة بين درجة الحرارة ودرجة تأثر الأنزيم بها . أما المنحنى (حـ) فإنه يبين العلاقة الناتجة بين معدل النشاط الأنزيمى ودرجة الحرارة أى محصلة التفاعل الكيماوى البحت ودرجة تأثر الأنزيم بالحرارة . وواضح من الخط البيانى (حـ) أن هناك درجة حرارة مثلى عندها يبلغ النشاط الأنزيمى ذروته . وتتراوح هذه الدرجة بين ٣٥° ، ٤٥° م .

وقد أوضح Kanitz (١٩١٥) أن الدرجة المثلى للتفاعل الأنزيمى تختلف باختلاف نوع الأنزيم وكميته . فمثلا فى أنزيم البابين Papain تكون الدرجة المثلى ٦٠°م . وحتى فى الأنزيم الواحد فإن هذه الدرجة تتغير بتغير الفترة الزمنية للتجربة فكلما طال زمن تعرض الأنزيم لدرجة عالية من الحرارة قلت درجة الحرارة المثلى .

ومما تجب ملاحظته أن درجة الحرارة المثلى للأنزيمات تزيد دائماً عن درجة الحرارة المثلى لنشاط البروتوبلازم الحى حوالى ٣٥°م .



(شكل ٣١)

٣ ــ الأس الأيدروجيني

تؤثر درجة حموضة وسط التفاعل تأثيراً كبيراً على نشاط الأنزيم . فمعظم الأنزيمات يقل نشاطها كثيراً إذا وجدت فى وسط مخالف للأس الأيدروجينى الذى يناسبها . فبعض الأنزيمات تناسبها الحموضة العالية كأنزيم البيبسين (pH ١½ — ١½) بينما يناسب أنزيم اللايبيز درجة متوسطة من الحموضة (pH ٥ — ٤) أما اليوريين فيناسبه الوسط المتعادل (pH ٧) والتربسين ينشط عندما يكون الوسط مائلا إلى القاعدية (pH ٧,٨) ومن هنا جاءت أهمية استعمال المنظمات .

وقد أوضحت التجارب أن الأس الأيدروجينى المناسب لأنزيم ما يختلف باختلاف

مصدر هذا الأنزيم . فمثلا أنزيم الأميليز المستخلص من البنكرياس تناسبه (pH ٧) بينما المحضر من فطر الأسبرجلس Aspergillus يناسبه (pH ٥ — ٤) .

وللمحلول المنظم المستعمل تأثير على الأس الايدروجيني المناسب فمثلا عند استعمال بحلول منظم من الخلات يكون الأس الايدروجيني المناسب لأنزيم اليوريز هو ٦٫٧ أما إذا استعملت الفوسفات فى التنظيم فإن الأس الايدروجيني المناسب يكون ٧٫٦ .

المرافقات الانزيمية Co-enzymes

قدمنا أن الأنزيم الكامل يتكون من الأنزيم المجرد والمرافق الأنزيمى ، وأن الأنزيم المجرد هو الجزء البروتينى الذى يتأثر بالحرارة بينما لا تؤثر الحرارة فى مرافقه الأنزيمى ذو الطبيعة البلورية . وليس للمرافق الأنزيمى خواص الأنزيم ولكن وجوده ضرورى لإحداث التفاعل .

فى عام ١٩٠٤ تمكن Harden & Young من فصل معقد الزيميز بطريقة الفصل الغشائى إلى جزئية البروتينى والبلورى . وقد وجدا أن كلا منهما على انفراد لا يحدث أى تفاعل ولكن عند خلطهما يتجدد نشاط الأنزيم .وقد وجدا أن المرافق الزميزى يحتوى كمية كبيرة من الفوسفات الذائبة حتى قد اعتبر البعض أن المرافق الزيميزى يتكون كله من الفوسفات . ولقد ثبت خطأ ذلك الاعتقاد عندما أضيفت الفوسفات إلى الجزء البروتينى من الأنزيم ولم يحدث التفاعل المنتظر مما دعى Bayliss إلى الظن بأن معقد الزيميز يحتاج إلى مرافقين أنزيميين أحدهما هو الفوسفات . ويميل الرأى الحديث إلى الأخذ بأن المرافقات الأنزيمية تتكون من مواد عضوية على درجة عالية من التخصص وأن الفوسفات تدخل فى تركيب المرافق الزميزى كما يدخل الحديد فى تركيب مرافق السكاتاليز تحت اسم « هيماتين » Hematin والنحاس فى تركيب مرافق التيروسينيز .

المنشطات والمثبطات Promotors and inhibitors

يزداد نشاط بعض الأنزيمات عند إضافة مواد معينة فى أوساط تفاعلها . وقد

ظن أن الزيادة فى نشاطها إنما ترجع إلى التأثير المنشط لهذه المواد المضافة ، إلا أنه قد وجد أخيراً أن ذلك النشاط يسببه ابعاد بعض المواد السامة التى تؤثر فى نشاط الأنزيم لقابليتها للاتحاد بهذه المواد المضافة. فمثلا يحتوى أنزيم اليوريز على مجموعة(يد كب) التى عند إضافة آثار قليلة من اليود فإنها تترسب مسببة تقليل نشاط الأنزيم . أما بمجرد إضافة كبريتور الايدروجين إلى وسط التفاعل فإنه يعيد إذابة الأنزيم ويتجدد نشاطه فوراً .

أما المثبطات فهى المواد التى تؤخر أو توقف عمل الأنزيم . فبعض الأنزيمات يبطل نشاطها عند إضافة أيونات المعادن الثقيلة كالفضة والزئبق والنحاس ويمكن إعادة نشاطها إذا عوملت بكبريتور الايدروجين . وعلى العكس فإن أنزيمى البيرو اكسيديز والكاتاليز لا يتأثران فى وجود أيونات مثل هذه المعادن ولكنها تتأثر كثيراً فى وجود غاز حامض الايدروسيانيك وكبريتور الايدروجين لاحتوائهما على الهيماتين ، ولكن يمكن إعادة نشاطهما بإعادة تبلورهما . وأنزيم السكريز يتسمم بإضافة المعادن الثقيلة والتليوبن .

وبهذه المناسبة نذكر أن العوامل المساعدة غير العضوية تتسمم كذلك بهذه المواد الغريبة فمثلا يتسمم البلاتين الغروى بالزئبق والزرنيخ واليود وأول أكسيد الكربون .

طريقة عمل الانزيم :

يحتاج كل مركب إلى كمية معينة من الطاقة لكى ينشط قبل أن يدخل التفاعل وتسمى الطاقة اللازمة بطاقة التنشيط Energy of activation . وعمل الأنزيم أو أى عامل مساعد آخر هو احداث التفاعل بدون الحاجة إلى كمية كبيرة من طاقةالتنشيط وبذا تتوفر الطاقة لاستعمالها فى تحليل كمية أكبر من المادة المتحللة . والمثل الآتى يوضح الكمية اللازمة من هذه الطاقة لتحليل فوق أكسيد الايدروجين بدون استعمال الأنزيم وباستعمال العوامل المساعدة غير العضوية وباستعمال الأنزيم :

العامل المساعد	الطاقة (سعر / جزىء)
—	١٨٠٠٠
البلاتين الغروى.	١١٧٠٠
أنزيم الكاتالز	٥٥٠٠

وتختلف الآراء فى تفسير طريقة عمل الأنزيم . فيرى Bayliss (١٩٢٥) أن مادة التفاعل تتجمع تجمعاً سطحياً على سطح الأنزيم توطئة لإتمام التفاعل الكيماوى. والمعتقد أن التفاعل الأنزيمى يحدث نتيجة لاتحاد المادة اتحاداً فعلياً بالأنزيم مكونة مركباً ما وأن هذا المركب يتحلل إلى الأنزيم الأصلى ونواتج التفاعل.

وقد أثبت Michaelis & Menten (١٩١٣) هذا الرأى الأخير نظرياً باعتبار أن سرعة تفاعل الأنزيم تتناسب مع تركيز المركب المتكون من اتحاد الأنزيم ومادة التفاعل وبالتالى مع درجة تركيز الأنزيم بالنسبة إلى مادة التفاعل .

ويحدث التفاعل الأنزيمى على مرحلتين :

١ — يتحد الأنزيم « ا » مع مادة التفاعل « م »

$$ا + م \rightleftarrows ا م$$

٢ — يتحلل المركب الأنزيمى الناتج (ا م) إلى الأنزيم والنواتج النهائية للتحليل

$$ا م + يد_٢ ا \longrightarrow ن_١ + ن_٢ + ا$$

تخصص الأنزيمات Specificity of enzymes

تختلف الأنزيمات عن العوامل المساعدة الأخرى غير العضوية فى أنها متخصصة فى تفاعلاتها إلى حد كبير . فمثلا لا يحلل أنزيم البيبسين Pepsin المواد الدهنية ولا الكربوايدراتية ولكنه يحلل المواد البروتينية . كذلك أنزيم الأميليز Amylase لا يحلل إلا النشاء والدكسترينات . وللدلالة على مدى تخصص الأنزيمات نرى أن أنزيم المولتيز Maltase (وهو من الألفا جلوكوسيديزات ∝ Glucosidases) لا يحلل إلا الألفا جلوكوسيدات ولكنه لا يؤثر على البيتاجلوكوسيدات .

ويلاحظ أن أنزيم ألفا جلوكوسيديز لا يحلل إلا المركب الأول إلى كحول الميثايل والألفا جلوكوز فى وجود جزىء من الماء . بينما لا يتحلل المركب الثانى (البيتا ميثايل جلوكوسيد) إلا بواسطة أنزيم البيتا جلوكوسيديز إلى كحول الميثايل والبيتا جلوكوز فى وجود جزىء من الماء أيضاً .

وثمة مثل آخر للدلالة على التخصص العالى للأنزيمات هو تحلل سكر الرافينوز (سكر ثلاثى) بواسطة أنزيمى السكريز (المستخلص من الخميرة) والملليبايز . وسكر الرافينوز يتكون من ثلاثة سكريات أحادية هى :

ألفا جلكتوز ، ألفا جلوكوز ، جاما فركتوز - بهذا الترتيب

فعندما يؤثر أنزيم السكريز على هذا السكر فإنه يهاجمه من ناحية الفركتوز (لأن هذا الأنزيم يحتوى على جاما فركتوسيديز) ويحلله إلى الفركتوز والملليبايوز (والأخير يتكون من ألفا جلكتوز وألفا جلوكوز) .

أما إذا استعمل أنزيم الملليبايز فإنه يهاجم جزىء سكر الرافينوز من ناحية الجلكتوز (لاحتوائه على ألفا جلكتوسيديز) ويحلله إلى الجلكتوز السكروز (ألفا جلوكوز وجاما فركتوز) .

وبالمثل فإن جميع الأنزيمات المعروفة بالسكريز تحلل السكروز إلى الجلوكوز والفركتوز ، ولكنها قسمت إلى نوعين: سكريز جلوكوسيدى وسكريز فركتوسيدى، لأنها تختلف فى عملها بالنسبة إلى سكر الرافينوز الثلاثى .

فقد وجد أن أنزيم السكريز المستخلص من فطر الاسبرجلس Aspergillus لا يمكنه أن يحلل سكر الرافينوز . بينما يستطيع نفس الأنزيم المستخلص من فطر الخميرة Yeast أن يحلله . والسبب فى ذلك أن سكريز الخميرة هو سكريز فركتوسيدى أى أنه يهاجم جزىء الرافينوز من ناحية الفركتوز من طرف الجزىء أما سكريز الاسبرجلس فهو سكريز جلوكوسيدى وعلى ذلك فإنه لا يستطيع مهاجمة الرافينوز من ناحية الجلوكوز لأن الجلكتوز يعترض طريقه . أما أنزيم السكريز المستخلص

من أى من المصدرين فإنه يستطيع أن يحلل السكروز لاحتواء الأخير على كل من الجلوكوز والفركتوز بحالة سهلة المنال .

من هذه الأمثلة وغيرها يتضح التخصص العالى للأنزيمات. ويمكن تشبيه الأنزيم والمواد التى يحللها كمفتاح يفتح عدداً من أقفال تتفق معه من حيث تركيبها

تقسيم الانزيمات Classification of enzymes

تحتوى الخلايا النباتية على عدد كبير من الأنزيمات لذلك كان من الضرورى تقسيمها . ونظراً لأن تركيبها الكيماوى غير معروف بالضبط فقد اتبع فى تقسيمها أن يكون مبنياً على طبيعة التفاعلات التى تنشطها .

فمثلا سميت مجموعة الأنزيمات التى تقوم بعملية التحليل المائى Hydrolysis بالأنزيمات المحللة أو الأنزيمات الهاضمة كالتى تحلل النشاء إلى المولتوز والتى تحلل السكروز إلى الجلوكوز والفركتوز والتى تحلل الدهون إلى الأحماض الدهنية والجلسرين وتسمى Hydrolases

وهناك مجموعة أخرى من الأنزيمات المحللة التى لا تستعمل الماء فى تحليلها ولكنها تحلل مادة التفاعل فى وجود حامض الفسفوريك لذلك سميت بالفسفوريليزات Phosphorylases

وتمثل المجموعة الثالثة الأنزيمات التى تقوم بتفكيك روابط ذرات الكربون فى المركبات الكربونية وقد أطلق عليها اسم الأنزيمات الهادمة Desmolases

أما المجموعة الرابعة فهى مجموعة الأنزيمات التى تحدث عمليات التأكسد والاختزال داخل خلايا النبات وقد سميت بالأنزيمات المؤكسدة Oxidising enzymes

ومما تجب ملاحظته أن هناك مواد يطلق عليها لفظ الأنزيمات مما لا يمكن وضعها تحت قسم من الأقسام السابقة حيث قد ثبت أنها مزيج من الأنزيمات المتحدة ومثال ذلك أنزيم الزيميز أو معقد الزيميز Zymase complex فقد اتضح أنه يتكون من جملة أنزيمات تتبع أقساماً مختلفة كما سيأتى ذكره بعد .

(١) الأنزيمات المحللة (الهاضمة) Hydrolases

تقسم أنزيمات هذه المجموعة إلى الأقسام الآتية :

ا ـ محللات الاسترات Esterases

ب ـ محللات الـكربوايدرات Carbohydrases

حـ ـ محللات البروتينات Proteolytic enzymes

ا — محللات الاسترات Esterases

وهى التى تحلل الاسترات إلى الـكحولات والأحماض :

استر + ماء ← كحول + حامض

ومن أمثلتها أنزيم الليبيز Lipase الذى يحلل الدهن إلى الأحماض الدهنية والجلسرين

ك يد٢ . ا . ا ك . ك١٧ يد٣٥   ك يد٢ . ا يد

ك يد . ا . ا ك . ك١٧ يد٣٣ + ٣ يد٢ ا ⇄ ك يد . ا يد + ك١٧ يد٣٥ . ك ا ا يد

ك يد٢ . ا . ا ك . ك١٥ يد٣١   ك يد٢ . ا يد

(دهن)   (جلسرين)   (استياريك)

+ ك١٧ يد٣٣ . ك ا ا يد + ك١٥ يد٣١ . ك ا ا يد

(أوليك)   (بالمتيك)

وكذلك أنزيم الـكلوروفيليز Chlorophyllase الذى يحلل الـكلوروفيل فى وسط حامضى إلى كحول الفيتول وحامض الـكلوروفيليد

وأنزيم الفوسفاتيز Phosphatase الذى يحلل فوسفات الجلسرين إلى الجلسرين وحامض الفسفوريك . كما يحلل فوسفات الهكسوز إلى الهكسوز وحامض الفسفوريك

ب — محللات الكربوايدرات Carbohydrases

وتقسم إلى الأقسام الآتية :

أولا — الجليكوسيديزات Glycosidases

ويختلف عمل هذه الأنزيمات باختلاف التركيب الداخلى لنوع السكر المتحلل . فمثلا أنزيم المولتيز Maltase (الفاجلوكوسيديز) يحلل سكر الشعير إلى جزيئين من الجلوكوز (الفا)

ك$_{١٢}$ يد$_{٢٢}$ ا$_{١١}$ + يد$_{٢}$ ا ← ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ + ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$

(مولتوز)　　　(جلوكوز)　　　(جلوكوز)

وأنزيم الأملسين Emulsin (بيتاجلوكوسيديز) الذى يحلل الأمجدالين إلى الجلوكوز والبنزالدهيد وحامض الايدروسيانيك ويوجد هذا الأنزيم فى ثمار اللوز الحلو والمر ، ولكن مادة الامجدالين لا توجد إلا فى اللوز المر فقط . والواقع أن هذا الأنزيم يتركب من أكثر من أنزيم واحد هى : الامجداليز Amygdalase والبرونيز Prunase والأكسينيتريليز Oxynitrilase ويحدث التحليل على المراحل الآتية :

ك$_{٦}$ يد$_{١١}$ ا$_{٥}$ — ا — ك$_{٦}$ يد$_{١٠}$ ا$_{٤}$ — ا — ك (يد) (ك ن) — ك$_{٦}$ يد$_{٥}$ + يد$_{٢}$ ا ←(اجداليز)

(اجدالين)

← ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ + ك$_{٦}$ يد$_{١١}$ ا$_{٥}$ — ا — ك (يد) (ك ن) — ك$_{٦}$ يد$_{٥}$

(بيتاجلوكوز)　　　(پروناسين)

ثم يتحلل البروناسين فى وجود أنزيم البرونيز إلى بيتا جلوكوز والاكسينيتريل

$$\text{ك}_٦\text{يد}_{١١}\text{ا}_٥ - \text{ا} - \underset{\underset{\text{ك ن}}{|}}{\overset{\overset{\text{يد}}{|}}{\text{ك}}} - \text{ك}_٦\text{يد}_٥ + \text{يد}_٢\text{ا} \xrightarrow{\text{البرونيز}}$$

(بروناسين)

$$\text{ك}_٦\text{يد}_{١٢}\text{ا}_٦ + \text{ك}_٦\text{يد}_٥ - \underset{\underset{\text{ك ن}}{|}}{\overset{\overset{\text{يد}}{|}}{\text{ك}}} - \text{ا يد}$$

(ببتاجلوكوز)   (أكسينيتريل)

ثم يتحلل الأكسينيتريل إلى البنزالدهيد وحامض الايدروسيانيك بواسطة أنزيم الاكسينيتريليز

$$\text{ك}_٦\text{يد}_٥ - \underset{\underset{\text{ك ن}}{|}}{\overset{\overset{\text{يد}}{|}}{\text{ك}}} - \text{ا يد} \xrightarrow{\text{اكسينيتريليز}} \text{ك}_٦\text{يد}_٥ . \text{ك يد ا} + \text{يد ك ن}$$

(اكسينيتريل)   (بنزالدهيد)   (حامض الايدروسيانيك)

ويمكن اختبار الناتج الأول بزائحته ، أما غاز حامض الايدروسيانيك فإنه يحول لون ورقة بكرات الصوديوم من الأصفر إلى الأحمر . هذا ويجب ملاحظة أن الأنزيم الثالث ليس من مجموعة الجليكوسيديزات ولكنه ينتمى إلى مجموعة الأنزيمات الهادمة .

وأنزيم اللاكتيز Lactase (بيتا جلكتوسيديز) يحلل سكر اللاكتوز الثنائى (سكر اللبن) إلى مكوناته وهى البيتا جلكتوز والفاجلوكوز

$$\text{ك}_{١٢}\text{يد}_{٢٢}\text{ا}_{١١} + \text{يد}_٢\text{ا} \longrightarrow \text{ك}_٦\text{يد}_{١٢}\text{ا}_٦ + \text{ك}_٦\text{يد}_{١٢}\text{ا}_٦$$

(لكتوز)   (بيتاجلكتوز)   (الفاجلوكوز)

ويحلل أنزيم السكريز Sucrase المستخلص من الخميرة (هتروفركتوسيديز) كل السكريات الفركتوسيدية مثل سكر القصب وسكر الرافينوز كما سبق ذكره ، محللا

الأول إلى الفاجلوكوز وهتروفركتوز ، ومحللا الثانى إلى الفركتوز والملليبايوز :

$$\text{ك}_{١٢}\text{يد}_{٢٢}\text{أ}_{١١} + \text{يد}_{٢}\text{أ} \xrightarrow{\text{سكريز}} \text{ك}_{٦}\text{يد}_{١٢}\text{أ}_{٦} + \text{ك}_{٦}\text{يد}_{١٢}\text{أ}_{٦}$$

(سكروز)   (جلوكوز)   (فركتوز)

$$\text{ك}_{١٨}\text{يد}_{٣٢}\text{أ}_{١٦} + \text{يد}_{٢}\text{أ} \xrightarrow{\text{سكريز}} \text{ك}_{٦}\text{يد}_{١٢}\text{أ}_{٦} + \text{ك}_{١٢}\text{يد}_{٢٢}\text{أ}_{١١}$$

(رافينوز)   (فركتوز)   (ملليبايوز)

ثانيا — أنزيمات عديدات السكر Polysaccharide - enzymes

وتقسم إلى الأقسام الآتية :—

١ — أنزيمات تحلل النشاء Starch - splitting enzymes

يطلق اسم الأميليز Amylase أو الدياستيز Diastase على الأنزيمات التى تحلل النشاء تحليلا مائياً إلى مكوناته البسيطة . وقد ثبت أن أنزيم الأميليز يتركب من جملة أنزيمات هى: الأميليز الحقيقى Amylase proper وهذه تحلل النشاء إلى دكسترين . وأنزيم الدكسترينيز Dextrinase الذى يحلل الدكسترينات إلى المولتوز . وإذا وجد أنزيم المولتيز مع هذين الأنزيمين فإنه يحلل المولتوز إلى الجلوكوز . وقد وجد أن أنزيم الدياستيز المستخرج من فطر الأسبرجلس يحتوى على هـذه الأنزيمات الثلاثة ويسمى تاكا دياستيز Taka - diastase

٢ — أنزيمات تحلل السليولوز Cellulose - destroying enzymes

وأهمها أنزيم السليوليز Cellulase الذى يحلل السليولوز إلى السللوبايوز . وأنزيم السلوبايز Cellobiase الذى يحلل السللوبايوز (سكر ثنائى) إلى مكوناته من البيتاجلوكوز .

وأنزيم السايتيز Cytase الذى يحلل الهيميسليولوز Hemicellulose الذى يكثر

وجوده فى أعضاء التخزين كبذور البلح والبن - إلى الجلوكوز وسكريات أخرى وأحماض .

٣ — أنزيم يحلل الأنيولين Inulin - splitting enzyme

يحلل أنزيم الأنيولين Inulase الأنيولين الموجود فى درنات الطرطوفة إلى سكر الفركتوز . وحيث أن الأنيولين هو ناتج تكثيف سكر الفركتوز ، لذلك يعتبر الأنيولاين من الفركتوسيديزات .

٤ — أنزيمات تحلل المواد البكتينية

توجد المواد البكتينية فى النبات على صور ثلاث : فقد توجد على هيئة حامض البكتيك أو أملاحه . وقد توجد على شكل استرات حامض البكتيك . أو متحدة مع السليولوز . وفى هذه الحالة الأخيرة تكون غير ذائبة ، وأشهر أنزيماتها :

أنزيم البكتوزينيز Pectosinase الذى يحلل البكتينات الغير ذائبة إلى بكتينات ذائبة .

أنزيم البكتيز Pectase يحلل استرات حامض البكتيك إلى حامض البكتيك والكحول .

أنزيم البكتينيز Pectinase الذى يحلل المواد البكتينية إلى سكريات خماسية وسداسية الكربون .

ونظراً لوجود هذه الأنزيمات فى بعض الكائنات الدقيقة فإنها تستخدم فى عملية تعطين الكتان فتتفكك الألياف وبذا تصلح للصناعة .

ح — محللات البروتينات Proteolytic - enyzmes

وتقوم بتحليل البروتين إلى الأحماض الأمينية أو الببتيدات وتنقسم إلى الأقسام الآتية :

أولا : البروتييزات Proteases وتحلل جزىء البروتين المعقد إلى عديد البتيدات وأهمها :

أنزيم البابين Papain يوجد فى ابن نبات الباباز .
أنزيم البروملين Bromelin يوجد فى نبات الأناناس .
أنزيم الكرادين Cradein يوجد فى ابن أشجار التين .

ثانياً : الببتيديزات Peptidases تحلل البتيدات إلى الأحماض الأمينية ومنها :

١ ـ البوليببتيديزات Polypeptidases وهى تحلل عديد الببتيد إلى ثنائى الببتيد Dipeptides وأحماض أمينية .

٣ ـ الدايببتيديزات Dipeptidases التى تحلل البتيدات الثنائية إلى الأحماض الأمينية .

ثالثاً : الاميديزات Amidases

وهى التى تفكك رابطة الكربون والأزوت (ك ـ ن) . ومعظم هذه الانزيمات يطلق الأمونيا من مواد التفاعل ومن أهم أمثلتها :

أنزيم الاسباراجينيز Asparaginase يقوم بتحليل الاسباراجين إلى حامض الاسبرتيك Aspartic acid والنشادر فى وجود الماء .

ك ا . ن يد$_{٢}$
|
ك يد$_{٢}$
|
ك يد (ن يد$_{٢}$)
|
ك ا . ا يد
اسباراجين

+ يد$_{٢}$ ا ←

ك ا . ا يد
|
ك يد$_{٢}$
|
ك يد (ن يد$_{٢}$)
|
ك ا . ا يد
حامض الاسبارتيك

+ ن يد$_{٣}$
النشادر

أنزيم الجلوتامينيز Glutaminase الذى يحلل الجلوتامين إلى حامض الجلوتاميك والنشادر .

أنزيم الاسبارتيز Aspartase يحلل حامض الاسبارتيك Aspartic acid إلى الفيوماريك Fumaric والنشادر .

ك ا . ا يد
|
ك يد$_٢$
|
ك يد (ن يد$_٢$)
|
ك ا . ا يد

←

يد — ك — ك ا . ا يد
‖
ك ا . ا يد — ك — يد

\+ ن يد$_٣$

حامض الاسبارتيك ... حامض الفيوماريك ... النشادر

أنزيم اليوريز Urease يحلل اليوريا فى وجود الماء إلى النشادر وثانى أكسيد الكربون .

(ن يد$_٢$)$_٢$ ك ا + يد$_٢$ ا ← ٢ ن يد$_٣$ + ك ا$_٢$

وقد اكتشف حديثاً مجموعة من الانزيمات تقوم بنقل مجموعة الأمين (ن يد$_٢$) من مركب إلى آخر ويطلق عليها أنزيمات ناقلة الأمين Transaminases

ومن أمثلتها الانزيم الذى ينقل مجموعة الأمين من حامض الجلوتاميك إلى حامض البيروفيك فينتج عن ذلك حامض الفاكيتوجلوتاريك α – keto glutaric acid والألانين Alanine

ك ا ا يد
|
ك يد (ن يد$_٢$)
|
ك يد$_٢$
|
ك يد$_٢$
|
ك ا ا يد

\+

ك ا ا يد
|
ك = ا
|
ك يد$_٣$

←

ك ا ا يد
|
ك = ا
|
ك يد$_٢$
|
ك يد$_٢$
|
ك ا ا يد

\+

ك ا ا يد
|
ك يد (ن يد$_٢$)
|
ك يد$_٣$

حامض جلوتاميك ... حامض بيروفيك ... حامض كيتوجلوتاريك ... الألانين

(٢) الفسفوريليزات Phosphorylases

وقد اكتشف منها ثلاثة مجاميع هى :

الأولى: وهى المجموعة التى تسبب فسفرة الهكسوزات Hexose phosphorylation ومن أنزيماتها :

أنزيم الهكسوكاينيز Hexokinase ويقوم بتنشيط جزىء سكر الهكسوز بنقل جزىء من الفوسفات من أدنوسين ثلاثى الفوسفات إلى ذرة الكربون السادسة فى السكر.

جلوكوز + أدنوسين ثلاثى الفوسفات ←

جلوكوز ٦ فوسفات + أدنوسين ثنائى الفوسفات

ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ + أدنوسين ثلاثى الفوسفات ←

ك$_{٦}$ يد$_{١١}$ ا$_{٥}$ (يد$_{٢}$ فو ا$_{٤}$) + أدنوسين ثنائى الفوسفات

أنزيم الفسفوميوتيز Phosphomutase ينقل جزىء الفوسفات من ذرة الكربون السادسة إلى ذرة الكربون الأولى ويتكون جلوكوز ١ فوسفات Glucose 1 phosphate

جلوكوز ٦ فوسفات ← جلوكوز ١ فوسفات

أنزيم فوسفوايسومريز Phospho - isomerase يحول جلوكوز ٦ فوسفات إلى فركتوز ٦ فوسفات.

جلوكوز ٦ فوسفات ← فركتوز ٦ فوسفات

الثانية: وهى التى تحلل النشاء فى وجود حامض الفسفوريك مكونة جلوكوز ١ فوسفات بأنزيم Starch phosphorylase

نشاء + يد$_{٣}$ فو ا$_{٤}$ ← جلوكوز ١ فوسفات

الثالثة: وهى التى تحلل السكروز فى وجود حامض الفسفوريك إلى جلوكوز ١ فوسفات + فركتوز بأنزيم السكروز فسفوريليز Sucrose phosphorylase

سكروز ← جلوكوز ١ فوسفات + فركتوز

ك$_{١٢}$ يد$_{٢٢}$ ا$_{١١}$ + يد$_{٣}$ فو ا$_{٤}$ ← ك$_{٦}$ يد$_{١١}$ ا$_{٥}$ (يد$_{٢}$ فو ا$_{٤}$) + ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$

(٣) الانزيمات الهادمة Desmolases

سبق أن ذكرنا أن أنزيم الاكسينيتريليز الموجود فى أنزيم معقد الأملسين هو من الانزيمات الهادمة ، لأنه يفك الرابطة بين ذرات الكربون فى الاكسينيتريل .

وأهم الانزيمات الهادمة هو مجموعة أنزيم معقد الزيميز ، تلك المجموعة التى تلعب دوراً هاماً فى عمليات التنفس فى النبات .

ويقوم معقد الزيميز بتخمير سكريات الجلوكوز والمانوز والفركتوز ، بينما لا يخمر سكر الجلكتوز وكلها سكريات أحادية .

ويتركب هذا الانزيم من جملة أنزيمات تشترك كلها الواحد تلو الآخر فى تخمير السكر إلى الكحول وثانى أكسيد الكربون طبقاً للمعادلة :

ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ ←(مقعد الزيميز) ٢ ك$_{٢}$ يد$_{٥}$ ا يد + ٢ ك ا$_{٢}$ + طاقة (٥٠٠٠٠ سعر)

خطوات التخمر الكحولى :

لا بد لكى تدخل السكريات فى عملية الاختمار الكحولى من فسفرتها ثم تتحول إلى فركتوز ٦ فوسفات من السكريات المقابلة كما سبق أن بينا فى فسفرة الهكسوزات فى وجود جزىء من أدنوسين ثلاثى الفوسفات .

يلى ذلك فسفرة الفركتوز ٦ فوسفات مكوناً فركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات ويتم ذلك بنقل جزىء الفوسفات من جزىء آخر من أدنوسين ثلاثى الفوسفات بنفس الانزيم .

أدنوسين ثلاثى الفوسفات + فركتوز ٦ فوسفات ←

أدنوسين ثنائى الفوسفات + فركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات

أدنوسين ثلاثى + ك$_{٦}$ يد$_{١١}$ ا$_{٥}$ (يد$_{٢}$ فو ا$_{٤}$) ←

ك$_{٦}$ يد$_{١٠}$ ا$_{٤}$ (يد$_{٢}$ فو ا$_{٤}$)$_{٢}$ + أدنوسين ثنائى الفوسفات

تبتدىء بعد ذلك خطوات التحليل كما افترضها مايرهوف Meyerhof وآخرون :

(١) ينكسر جزىء فركتوز ١ ، ٦ ثنائى الفوسفات فى وجود أنزيم الألدوليز Aldolase إلى جزىء من فوسفات الأسيتون ثنائى الايدروكسيد Dihydroxyacetone phosphate وجزىء من ٣ ـ فسفوجلسريك الدهيد 3 - Phosphoglyceric aldehyde

ك٦ يد١٠ ا٤ (يد٢ فو ا٤)٢ ← ك يد٢ (يد٢ فو ا٤) . ك ا . ك يد٢ ا يد +
ك يد٢ (يد٢ فو ا٤) . ك يد ا يد . ك يد ا

(٢) بواسطة أنزيم Isomerase يظل تركيز هذين المركبين ثابتاً فى وسط التفاعل ويحدث الاتزان عندما تكون نسبة الأول إلى الثانى ٩٧ : ٣

(٣) يتأكسد ٣ ـ الفسفوجلسريك الدهيد إلى حامض ٣ ـ الفسفوجلسريك 3 - Phosphoglyceric acid فى وجود أنزيم Triosephosphate dehydrogenase ويحتاج هذا الانزيم إلى مرافق أنزيمى يستعمل كمستقبل للايدروجين من جزىء الفسفورجلسريك الدهيد الذى يتأكسد بدوره .

ك يد٢ (يد٢ فو ا٤) . ك يد ا يد . ك يد ا + المرافق الانزيمى + يد٢ ا ←
ك يد٢ (يد٢ فو ا٤) . ك يد ا يد ، ك ا ا يد + المرافق الانزيمى يد٢

وعندما يفقد الفسفوجاسريك الدهيد من وسط التفاعل يقوم أنزيم الايسومريز Isomerase بإمداد وسط التفاعل بكمية جديدة منه تأتى من فعل الأنزيم على فوسفات الاسيتون ثنائية الايدروكسيد وهكذا تستمر العملية .

(٤) يقوم أنزيم فسفوجلسروميوتيز Phosphoglyceromutase بنقل مجموعة الفوسفات فى حامض ٣ ـ فسفوجلسريك من ذرة الكربون الثالثة إلى ذرة الكربون الثانية مكوناً حامض ٢ ـ فسفوجاسريك .

ك يد٢ (يد٢ فو ا٤) . ك يد ا يد . ك ا ا يد ←
ك يد٢ ا يد . ك يد (يد٢ فو ا٤) . ك ا ا يد

(حامض ٣ ــ فسفوجلسريك) (حامض ٢ ــ فسفوجلسريك)

(٥) وعندما يؤثر أنزيم الاينوليز Enolase فإن حامض ٢ ـ فسفوجلسريك يفقد

جزيئاً من الماء مكوناً مركباً أينولياً هو حامض الفسفوبيروفيك Phosphopyruvic

ك يد$_{٢}$ ايد . كيد (يد$_{٢}$ فو ا$_{٤}$) . ك ا ا يد ←

كيد$_{٢}$ = ك (يد$_{٢}$ فو ا$_{٤}$) . ك ا ا يد + يد$_{٢}$ ا

(حامض ٢ ــ فسفوجلسريك) (حامض فسفوبيروفيك) (ماء)

(٦) تبعد مجموعة حامض الفسفوريك من حامض الفسفوبيروفيك وتنقل إلى مركب مستقبل للفوسفات كالادنوسين ثنائى الفوسفات ويتحول حامض الفسفوبيروفيك إلى حامض البيروفيك وذلك بواسطة أنزيم Pyruvic phosphokinase

كيد$_{٢}$ = ك (يد$_{٢}$ فو ا$_{٤}$) . ك ا ا يد + أدنوسين ثنائى الفوسفات ←

كيد$_{٣}$. ك ا . ك ا ا يد + أدنوسين ثلاثى الفوسفات

(٧) يتحلل حامض البيروفيك إلى الاسيتالدهيد وثانى أكسيد الكربون (والأخير أول نواتج عملية الاختمار الكحولى) ويتم ذلك بواسطة أنزيم الكاربوكسيليز Carboxylase

كيد$_{٣}$. ك ا . ك ا ا يد ← كيد$_{٣}$. كيد ا + ك ا$_{٢}$

(حامض البيروفيك) (اسيتالدهيد)

(٨) بواسطة أنزيم الكحول ديهيدروجينيز Alcohol dehydrogenase يتكون الكحول الايثايل من الاسيتالدهيد وذلك بنقل الايدروجين الموجود فى المرافق الأنزيمى الناتج فى المرحلة الثالثة إلى الاسيتالدهيد وبذلك يعود المرافق الأنزيمى إلى حالته الأولى ليدخل فى تفاعل آخر .

ك يد$_{٣}$. كيد ا + المرافق الانزيمى يد$_{٢}$ ← ك$_{٢}$ يد$_{٥}$ ايد + المرافق الانزيمى

ومما تجب ملاحظته أن أنزيم الكربوكسيليز لا يوجد فى عضلات الحيوان. وعلى ذلك فإن حامض البيروفيك لا يتحول إلى الاسيتالدهيد وثانى أكسيد الكربون فى عضلاته ، ولكنه بدلا من ذلك يختزل إلى حامض اللكتيك Lactic acid فى وجود أنزيم اللاكتيك ديهيدروجينيز Lactic dehydrogenase . وذلك بنقل الايدروجين من المرافق الأنزيمى الناتج فى المرحلة الثالثة إلى حامض البيروفيك .

ك يد٣ . ك ا . ك ا ايد + المرافق الانزيمى يد٢ ←

ك يد٣ . ك يد . ايد . ك ا ايد + المرافق الانزيمى

(حامض البيروفيك) (حامض اللكتيك)

ويمكن بإضافة بعض المواد تحويل مجرى سير التفاعل إلى جهة أخرى لينتج الجلسرين . فإذا أضيفت مادة كبريتيت الصوديوم إلى وسط التفاعل ، فإنها تتحد مع الاسيتالدهيد الناتج فى الخطوة السابعة وبذلك تمنع حدوث الخطوة الثامنة . ويحدث بدلا منها أن تستقبل فوسفات الاسيتون ثنائية الايدروكسيد (الناتج فى العملية الأولى) الايدروجين من المرافق الانزيمى الذى اختزل فى الخطوة الثالثة . وينتج عن ذلك فوسفات الجليسرين ويتأكسد المرافق الانزيمى. ثم تتحلل فوسفات الجليسرين بأنزيم الفوسفاتيز إلى حامض الفسفوريك والجليسرين .

وقد استخدمت هذه الطريقة فى ألمانيا فى الحرب العظمى الأولى (١٩١٤) لإنتاج الجلسرين .

(٤) انزيمات التأكسد Oxidising enzymes

يحدث التأكسد إما بإضافة الاكسجين إلى المركب أو بنزع الايدروجين منه أو بفقد الالكترونات من المادة المؤكسدة وانتقالها إلى العامل المؤكسد الذى يختزل بدوره .

وتنقسم أنزيمات هذه المجموعة إلى قسمين :

١ — أنزيمات نافذة للاوكسجين

وهذه تنقسم بدورها إلى المجموعات الآتية :

أولا : الاكسيديزات Oxidases

وهذه تستعمل فى الأكسدة جزىء الأكسجين العادى

ثانياً : البيرواكسيديزات Peroxidases

وهذه تستعمل فى الأكسدة الأكسجين النشط الناتج من تحليل فوق الأكاسيد

ثالثاً : السكاتاليزات Catalases

وهذه تحلل فوق أكسيد الايدروجين إلى الماء والأكسجين .

ب — أنزيمات ناقلة للايدروجين

وهي تقوم بالأكسدة عن طريق نزع الايدروجين من المركب . ولا بد من وجود مستقبل ايدروجيني Hydrogen - acceptor ليأخذ الايدروجين المنزوع من المادة التي تتأكسد وتسمى مانحة الايدروجين Hydrogen - donator

وهذه تنقسم بدورها إلى ثلاثة أقسام هي :

أولا — أنزيمات تنقل الايدروجين إلى الريبوفلافين Riboflavin مثل أنزيم الشاردنجر Schardinger enzyme

ثانياً — أنزيمات تنقل الايدروجين إلى المرافقات الأنزيمية الخاصة بها مثل الكحول ديهيدروجينيز Alcohol dehydrogenase

ثالثاً — أنزيمات تنقل الايدروجين إلى السيتوكروم Cytochrome مثل السكسنيك ديهيدروجينيز Succinic dehydrogenase

ا — أنزيمات ناقلة للاكسجين

أولا : الأكسيديزات

ومنها ما تكون مراكزها الفعالة عنصر الحديد مثل أنزيم السيتوكروم اكسيديز Cytochrome oxidase الذي يؤكسد السيتوكروم المختزل في وجود الأكسجين إلى السيتوكروم والماء .

ومنها ما تكون مراكزها الفعالة عنصر النحاس مثل أنزيم التيروسينيز Tyrosinase وهذه تؤكسد المركبات الفينولية باستعمال أكسجين الجو ، وكذلك أنزيم اكسيديز حامض الاسكوربيك Ascorbic acid oxidase الذي يؤكسد حامض الاسكوربيك

(فيتامين حـ) إلى حامض الاسكوربيك المؤكسد والماء . ومنها أيضاً أنزيم اللكيز Laccase الذى يوجد فى أشجار اللك اليابانى ويقوم بأكسدة نوعين من الفينولات الموجودة فى عصارة هذه الأشجار منتجاً صمغ اللك الأسود .

هذه الإكسيديزات هى التى تسبب تلون الأنسجة النباتية المقطوعة عند تعرضها للجو باللون البنى . ويمكن الاستدلال على وجودها وتأثيرها بإضافة محلول الجواياكم (وهو مركب فينولى) إذ يتلون باللون الأزرق نتيجة لأكسدته بأكسجين الجو فى وجود الأكسيديزات .

ثانياً : البيروا كسيديزات

وأنزيمات هذه المجموعة شائعة الوجود فى أنسجة النباتات وتعمل بنشاط فى وجود أى فوق أكسيد مثل فوق أكسيد الايدروجين الذى يحلله إلى الماء والأكسجين النشط ، ويستطيع أن يؤكسد بهذا الأكسجين مجموعة كبيرة من المركبات الفينولية مثل الارثو والميتا والباراكريزول والبيروجالول والجواياكم . فإذا أضيف محلول الجواياكم إلى مستخلص جذور الفجل فإن الجواياكم لا يتأكسد لعدم وجود الأكسجين النشط المؤكسد . أما إذا أضيف إلى المستخلص قليلا من يد$_٢$ ا$_٢$ فسرعان ما يتغير لون الجواياكم إلى اللون الأزرق لأكسدته بالأكسجين النشط الناتج من تفكيك يد$_٢$ ا$_٢$

ثالثاً : الكاتاليزات

أنزيمات هذه المجموعة شائعة أيضاً فى النباتات . ويقوم هذا الأنزيم بتفكيك فوق أكسيد الايدروجين فقط إلى الماء والأكسجين النشط :

$$٢\ يد_٢ ا_٢ \xleftarrow{كاتاليز} ٢\ يد_٢ ا + ا_٢$$

ووجود هذه الأنزيمات هام جداً فى حياة النبات لأنه إذا زاد تركيز يد$_٢$ ا$_٢$ عن حد معين فى الخلية فإنه يسبب تسمم الخلايا وموتها . ومن الملاحظ أن الكاتاليزات لا تفكك يد$_٢$ ا$_٢$ إلا إذا زاد تركيزه إلى درجة يصبح معها ضاراً بالخلية وأن

البيرواكسيديزات قادرة على استنفاذ يد٢ ا٢ فى عمليات الأكسدة متى كان تركيزه منخفضاً فى الخلايا .

ب — أنزيمات ناقلة الايدروجين

١ — أنزيم الشاردنجر وقد اكتشفه شاردنجر Schardinger (١٩٠٢) الذى لاحظ أنه إذا أضيف الألدهيد وأزرق الميثيلين إلى اللبن الطازج فى غياب الأكسجين فإن الأنزيم يحلل جزىء الماء إلى الأكسجين والايدروجين فيؤكسد الأكسجين الألدهيد إلى الحامض بينما يختزل أزرق الميثيلين بالايدروجين مكوناً أبيض الميثيلين طبقاً للمعادلة :

يد ك يد ا + يد٢ ا ← (شاردنجر) يد ك ا ايد + يد٢ أزرق ميثيلين

(فورمالدهيد) + ماء (حامض فورميك) (أبيض ميثيلين)

٢ — أنزيم الكحول ديهيدروجينيز Alcohol dehydrogenase وهو يؤكسد كحول الايثايل إلى الأسيتالدهيد . ويوجد فى الخميرة . ويلزم للتفاعل وجود المرافق الأنزيمى حيث يدخل فى التفاعل كمستقبل للايدروجين :

ك يد٣ . ك يد٢ ا يد + مرافق أنزيمى ← ك يد٣ . ك يد ا + مرافق أنزيمى يد٢

وكذلك أنزيم Triosephosphate dehydrogenase الذى سبق ذكره فى المرحلة الثالثة من التخمر الكحولى

٣ — أنزيم السكسنيك ديهيدروجينيز Succinic dehydrogenase ويكثر فى جميع الكائنات الحية . وهذا الأنزيم ينزع الايدروجين من حامض السكسنيك فى وجود مستقبل للايدروجين وهو السيتوكروم الذى يختزل بالايدروجين ، وعند تعرضه للأكسجين الجوى يتأكسد السيتوكروم ثانياً ويتكون الماء . ويتم ذلك

التفاعل الأخير فى وجود أنزيم السيتوكروم اكسيديز وسبق الكلام عنه فى الاكسيديزات ، وتصور الخطوات الآتية هذا التفاعل :

١ — حامض سكسينيك $\xleftarrow{\text{سكسينيك دبهيدروجينيز}}$ حامض فيوماريك + يد$_{٢}$

٢ — سيتوكروم مؤكسد + يد$_{٢}$ ← سيتوكروم يد$_{٢}$

٣ — سيتوكروم يد$_{٢}$ + $\frac{١}{٢}$ ا$_{٢}$ $\xleftarrow{\text{أكسيديز السيتوكروم}}$ سيتوكروم يد$_{٢}$ ا

ويعتبر الأكسجين فى الخطوة الأخيرة مستقبلا للايدروجين من السيتوكروم المختزل . ويمكن لأزرق الميثيلين أن يحل محل الأكسجين فيتحول إلى أبيض الميثيلين لاختزاله . أما إذا تعرض أبيض الميثيلين مرة ثانية إلى الأكسجين الجوى فإنه يتحول ثانية إلى أزرق الميثيلين .



الباب التاسع

التحول الغذائى (الأيض)

Metabolism

يحصل النبات الأخضر على غذائه من مصدرين :

المصدر الأول : وهو التربة ويحصل النبات منها على الماء والأملاح الذائبة .

المصدر الثانى: وهو الهواء الجوى ومنه يأخذ النبات غاز ثانى أكسيد الكربون.

وعندما يحصل النبات على احتياجاته من العناصر من هذه المصادر ، فإنه يقوم ببنائها وتركيبها فى جسمه مستعيناً بالطاقة الضوئية بطريق مباشر أو غير مباشر حسب نوع المادة التى تبنى وبمساعدة العوامل المساعدة العضوية (الأنزيمات) التى سبق الإشارة اليها ، وينفرد غاز الأكسجين وينطلق فى الهواء نتيجة لبعض عمليات البناء .

والنباتات تبنى طائفة كبيرة من المركبات العضوية كالكربوايدرات بأنواعها والبروتينات والمواد الدهنية والأحماض العضوية والأصباغ النباتية والأنزيمات والفيتامينات والهرمونات وغيرها .

ولا بد لإتمام عمليات البناء السابق الإشارة اليها من استخدام الطاقة التى تخزن فى جزىء المادة التى تبقى كامنة بها طالما بقيت هذه المواد على حالتها . فجزىء السكر مثلا يبنى من ثانى أكسيد الكربون الجوى والماء بمساعدة الطاقة المستمدة من ضوء الشمس وفى وجود المادة الخضراء . وتبقى الطاقة التى استخدمت فى بناء جزىء السكر كامنة به طالما بقى جزىء السكر على حالته ، إلا أنها تنطلق كلها إذا انحل هذا المركب إلى مكوناته الأولية كما يحدث عند حرق قطعة من السكر ، فإنه تتولد طاقة حرارية

هى التى كانت مختزنة فى جزيئاته وينحل جزىء السكر إلى الماء وثانى أكسيد الكربون. وقد تنطلق بعض الطاقة إذا تحول المركب المعقد إلى مركب آخر أقل تعقيداً .

وليست عمليات التحول الغذائى جميعها عمليات بناء ، بل إن بعضها عمليات هدم وتحدث العمليتان ـ البناء والهدم ـ فى النبات جنباً إلى جنب . وتؤدى عمليات الهدم إلى إطلاق جزء أو كل الطاقة الكامنة فى الجزىء المهدوم كما سبق الإشارة إليه .

وقد يتبادر إلى الذهن أن عمليات الهدم التى تحدث داخل النبات إنما هى عمليات ضارة ولا تعود على النبات بأية فائدة . ولكن الواقع أن عمليات الهدم التى تحدث فى النبات تحت الظروف العادية لا تقل أهمية عن عمليات البناء . بل إن الهدم فى بعض الأحيان يكون ضرورياً لكى يتم بناء بعض المركبات كما سيأتى ذكره فى حينه فعند إنبات البذور مثلا وعندما يبدأ النبات فى تكوين مجموعه الجذرى ومجموعه الخضرى فإن النبات يبدأ حياته بعمليات هدم المواد المدخرة فى أجزاء البذرة . وتتحول المواد المدخرة المعقدة إلى مواد أقل تعقيداً يستخدمها النبات فى بناء خلايا الجذير والريشة ، ويستعمل الطاقة الناتجة من عملية التحول فى بناء الخلايا الجديدة ، وفى دفع جذيره فى التربة والريشة فى الهواء . وتستمر عملية الهدم حتى يتكون للنبات مجموع جذرى ومجموع خضرى يمكنه بواسطتهما امتصاص الماء والأملاح من التربة وثانى أكسيد الكربون من الهواء الجوى وعندها يعتمد النبات على نفسه فى بناء مركباته .

غير أنه يحدث أحياناً أن يختل النظام الداخلى للبروتوبلازم ويفقد سيطرته على عمليات التحول الغذائى نتيجة لعوامل داخلية أو خارجية عارضة مما يؤدى إلى حدوث الانحلال الذاتى Autolysis وتتكون داخل خلايا النبات مواد غير تلك التى تنتج من عمليات التحول الغذائى . فإذا وجد النبات مثلا فى جو خال من الأكسجين ـ وهذه حالة غير طبيعية ـ تتكون بخلاياه مواد ضارة كالكحول والاسيتالدهيد .

من ذلك نرى أن النباتات تحصل على غذائها من مواد أولية بسيطة وتقوم

بتحويلها إلى مواد عضوية معقدة ، فتلك إذن الوسيلة الطبيعية لتكوين المركبات العضوية فى الطبيعة . وبناء على ما تقدم فإنه يمكن تقسيم عمليات التحول الغذائى إلى قسمين رئيسيين :

القسم الأول : ويشمل عمليات البناء Anabolism وفيها تستخدم المواد الأولية البسيطة فى بناء المواد الأكثر تعقيداً مع استعمال الطاقة واختزانها .

وتشمل عمليات البناء العمليات الآتية :

(ا) بناء المواد الكربوايدراتية Carbohydrate synthesis

(ب) بناء المواد الأزوتية Protein synthasis

(حـ) بناء المواد الدهنية Fat synthesis

القسم الثانى : ويشمل عمليات الهدم Katabolism وفيه تنحل المواد المعقدة إلى مركبات أولية بسيطة وتنطلق الطاقة المختزنة .

الفصل الأول

البناء Anabolism

أولا — بناء المواد الكربوايدراتية Carbohydrate synthesis

يبنى النبات المواد الكربوايدرتية من الماء وثانى أكسيد الكربون . ويحصل النبات على الماء من التربة أما ثانى أكسيد الكربون فيأخذه من الهواء الجوى . لذلك سميت هذه العملية بالتمثيل الكربونى Carbon assimilation حسب المعادلة :

ثانى أكسيد الكربون + ماء + طاقة ← سكر + ماء + اكسجين .

وحيث أن الضوء ضرورى لكى يتم اتحاد الماء وثانى أكسيد الكربون لتكوين جزىء المادة الكربوايدراتية فإنه كثيراً ما تسمى هذه العملية بعملية التمثيل الضوئى Photosynthesis

وإذا توفر الماء وثانى أكسيد الكربون ولم توجد المادة الخضراء ، فإن عملية بنـــاء المواد الكربوايدراتية لا تتم ، لأن المادة الخضراء هى التى تساعد على إتمـام العملية ، بدليل أن الأجزاء النباتية الخالية منها لا تتم فيها هذه العملية . لذلك فإنها تسمى أيضاً بالتمثيل الكلوروفيلى Chlorophyll assimilation

وتعتبر عملية البناء الضوئى أهم العمليات البنائية فى حياة النبات والحيوان . وللنباتات الخضراء القدرة على امتصاص الطاقة الضوئية من ضوء الشمس وتحويلها إلى طاقة كيماوية تستعملها فى بناء جزىء الكربوايدرات المعقد .

إلا أن هناك بعض الكائنات الحية الدقيقة كبعض أنواع البكتريا ، يمكنها أن تبنى المركبات الكربوايدراتية رغم خلو أجسامها من المادة الخضراء ، وذلك بأن تستخدم الطاقة التى تنطلق من بعض التفاعلات الكيماوية أثناء تنفسها . فمثلا تؤكسد بكتريا النيتروزوموناس Nitrosomonas النشادر إلى أزوتيت فى وجود الأكسجين .

٢ ن يد$_{٣}$ + ٣ ا$_{٢}$ ← ٢ يد ن ا$_{٢}$ + ٢ يد$_{٢}$ ا + طاقة

وتستخدم البكتريا جانباً من هذه الطاقة فى بناء جزىء المادة الكربوايدراتية من الماء وثانى أكسيد الكربون .

وتقوم بكتريا النيتروباكتر Nitrobacter بأكسدة الأزوتيت إلى أزوتات .

٢ ن يد ا$_{٢}$ + ا$_{٢}$ ← ٢ يد ن ا$_{٣}$ + طاقة

وتؤكسد بكتريا الكبريت كبريتور الأيدروجين إلى الكبريت فى وجود الأكسجين وتنطلق الطاقة التى تستعمل كذلك فى بناء المواد الكربوايدراتية :

٢ يد$_{٢}$ كب + ا$_{٢}$ ← كب$_{٢}$ + ٢ يد$_{٢}$ ا + طاقة

كب$_{٢}$ + ٤ ا$_{٢}$ ← ٢ كب ا$_{٤}$ + طاقة

وحيث أن مصدر الطاقة المستعملة فى هذا النوع من البناء الكربوايدراتى الذى

تقوم به البكتريا هو التفاعلات الكيماوية ، فإن هذا النوع من البناء يعرف بالبناء الكيماوى Chemosynthesis .

ميكانيكية البناء الضوئى :

مما لا شك فيه أن تكوين السكر (وهو أول نواتج عملية البناء الضوئى) يتم على مراحل متتابعة بأن تتكون مركبات بسيطة تأخذ فى التعقيد تدريجياً حتى ينتهى الأمر بتكوين جزىء الكربوايدرات .

وأول من وضع تفسيراً معقولا لهذه المراحل هو Baeyer (١٨٧٠) الذى قام بوضع نظرية الفورمالدهيد وفيها يفترض أن العملية تتم على مرحلتين :

المرحلة الأولى: وفيها يختزل ثانى أكسيد الكربون فى وجود الماء إلى فورمالدهيد.

$$\text{يد}_{٢}\text{ك ا}_{٣} \longrightarrow \text{يد ك يد ا} + \text{ا}_{٢}$$

المرحلة الثانية : وفيها تتكاثف جزيئات الفورمالدهيد الناتجة فى المرحلة الأولى مكونة جزىء سكر الهكسوز .

$$\text{٦ يد ك يد ا} \longrightarrow \text{ك}_{٦}\text{يد}_{١٢}\text{ا}_{٦}$$

وقد تعرضت نظرية Baeyer إلى كثير من النقد . وكان أكثر النقد منصباً على تكوين الفورمالدهيد داخل خلايا النبات . إذ أن التجارب أثبتت أن هذا المركب سام جداً لخلايا النبات حتى إذا وجد بتركيزات منخفضة جداً . فمثلا وجد أن نباتات الإلوديا ظهرت عليها أعراض التسمم عندما وضعت فى محلول من الفورمالدهيد تركيزه ٠,٠٠٤ ٪ .

إلا أن أنصار نظرية الفورمالدهيد ، ومنهم Baly (١٩٢٧ — ١٩٢٩) دفعوا بأن الفورمالدهيد الناتج يتحد بمجرد تكونه ويتكاثف مع بعضه مكوناً جزىء السكر وبذلك لا يظهر أثره السام .

وفى عام ١٩١٨ قام Willstatter and Stoll بادخال بعض التعديلات على نظرية

الفورمالدهيد . تتخلص فى أن المادة الخضراء لا تقتصر أهميتها على امتصاص الطاقة الضوئية من ضوء الشمس ، بل أنها تتحد اتحاداً كيماوياً مع حامض الكربونيك ثم تخرج من التفاعل بدون أن تتغير فى تركيبها ـ شأنها فى ذلك شأن العوامل المساعدة ..
ويتم التفاعل فى المراحل الآتية :

المرحلة الأولى : يتحد الماء بثانى أكسيد الكربون مكوناً حامض الكربونيك ، ثم يكون حامض الكربونيك مع المادة الخضراء مركباً إضافياً يسمى بحامض الكربونيك السكلوروفيلى Chlorophyll - carbonic acid

فإذا رمزنا للسكلوروفيل بالرمز (س — مغ) فإننا نحصل على التفاعل الذى تمثله المعادلة الآتية :

س — مغ + ىد٢ ك ا٣ ← ىد . س — مغ — ا — ك (=ا) (—ا ىد)

المرحلة الثانية : وفيها يحدث تفاعل ضوئى كيماوى ويتحول المركب الناتج إلى مركب فوق أكسيد غير ثابت يحتوى على قدر كبير من الطاقة ، ويسمى فوق أكسيد فورمالدهيد السكلوروفيل :

ىد . س — مغ — ا — ك (=ا) (—ا ىد) ← (فى الضوء) ىد . س — مغ — ا — ك . ىد (ا—ا) (ا)

المرحلة الثالثة : وفيها يتحلل هذا المركب (فوق الأكسيد) تحت تأثير العوامل البروتوبلازمية إلى السكلوروفيل والفورمالدهيد والأكسجين .

ىد . س — مغ — ا — ك . ىد (ا—ا) (ا) ← س — مغ + ىد ك ىد ا + ا٢

المرحلة الرابعة : وفيها يتكاثف ٦ جزيئات من الفورمالدهيد مكونة جزىء سكر هكسوز :

٦ ىد ك ىد ا ← ك٦ ىد١٢ ا٦

ومما تجدر ملاحظته أن نظرية الفورمالدهيد - حتى بعد ادخال التعديلات عليها - قد فقدت أهميتها الآن بعد الأبحاث الحديثة التي أثبتت تكون حامض الفسفوجليسريك كناتج وسطى للعملية وليس الفورمالدهيد .

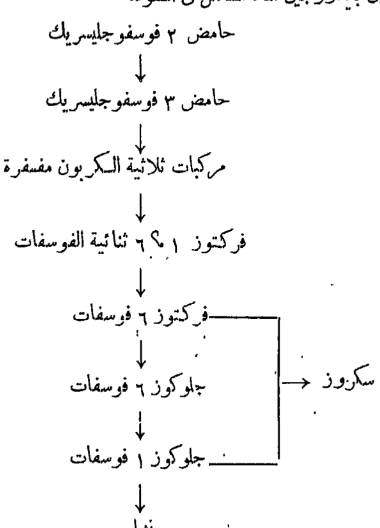
فمن التجارب العديدة الحديثة ما أجراها Calvin & Benson (١٩٤٩- ١٩٥٤) حيث عرضا خلايا نبات أخضر للضوء فى غياب ثانى أكسيد الكربون لمدة معينة ثم نقلت هذه الخلايا إلى الظلام فى جو يحتوى على ثانى أكسيد الكربون فظهر أن هذه الخلايا قد ركبت من ثانى أكسيد الكربون والماء عدة مركبات عضوية تشبه المركبات التى بنتها نباتات المقارنة والتى كانت معرضة للضوء فى وجود ثانى أكسيد الكربون .

ومن هذه التجربة استنتج الباحثان أن المادة الخضراء فى النبات يمكنها امتصاص الطاقة الضوئية التى تستعمل فى تحليل الماء إلى عنصرية الايدروجين والاكسجين فينطلق الأكسجين (سواء وجد ك $أ_٢$ أو لم يوجد) ، أما الايدروجين فيستقبله مركب غير معروف بالخلية ويظل محتفظاً بنشاطه فى الظلام لمدة محدودة عقب فترة تعريض الخلايا الخضراء للضوء . وبناء على ذلك إذا أعطيت مثل هذه الخلايا ثانى أكسيد الكربون سواء فى أثناء التعرض للضوء أو فى فترة الظلام التى تعقب الإضاءة فإن الكلوروبلاستيدات تقوم باختزال ثانى أكسيد الكربون وادخاله فى بناء الكربوايدرات وغيرها من المواد العضوية .

وعندما أراد كلفن وبنسون معرفة المركب العضوى الوسطى فى عملية بناء الكربوايدرات عرضا خلايا النباتات الخضراء إلى الضوء لفترات متفاوتة فى وجود ثانى أكسيد الكربون بحيث كان الكربون فيه من النوع النظير (Isotope) ك١٤ ثم حققا المركبات العضوية الناتجة من العملية ذات الكربون (١٤) المشع وقد ظهر لهما أن الخلايا الخضراء التى عرضت للضوء مدة دقيقة واحدة قد ركبت بها عدداً كبيراً من مواد عضوية كربوايدرانية وأحماض أمينية أى أن عملية التركيب والبناء تمر بسرعة تفوق كل ما يعرفه الكيماويون من تفاعلات كيماوية ، الأمر الذى دعا هذان الباحثان إلى تقصير مدة الإضاءة إلى خمس ثوان فقط وعند ذلك أمكنهما الحصول على

بعض النواتج العضوية الوسطية فى التفاعل وظهر لهما أن ٨٧ ٪ من الكربون المشع وجدت فى مركب حامض الفوسفوجليسريك ، ١٠ ٪ فى حامض الفوسفوبيروفيك ، ٣ ٪ فى حامض الماليك. وعلى ذلك استنتج العالمان أن حامض الفوسفوجليسريك هو الناتج العضوى الأساسى فى عملية البناء الكربوايدراتى . وبناء على ذلك اقترح كلفن وبنسون سير العملية على النحو الآتى :

يتكون حامض ٢ فوسفوجليسريك من اتحـــاد ك $١_٢$ مع مركب عضوى ثنائى الكربون مختزل بايدروجين الماء المتحلل فى الضوء.



ولهذا الكشف العلمى الحديث أهمية كبرى حيث أمكن بواسطته ربط عمليتى التنفس والبناء عن طريق هذا المركب الوسطى (حامض الفوسفوجليسريك) كما أنه أيد أهمية عمليات الفسفرة فى كافة التفاعلات الكيماوية بخلايا النبات .

مصدر الاكسجين الناتج من عملية البناء الكربوايدراتى :

يلاحظ أن الأبحاث الحديثة قد خطأت أيضاً مصدر الاكسجين الناتج من عملية البناء الضوئى كما اقترح فى النظريات القديمة السابق ذكرها . فقد كانت المعادلات القديمة تشير إلى أن الاكسجين الناتج من عملية البناء الكربوايدراتى يأتى من مصدرين هما :

الأول : لصف جزىء الأكسجين يأتى من ثانى أكسيد الكربون ،

الثانى : النصف الثانى يأتى من الماء حسب المعادلة البيانية التالية :

ك ا$_{٢}$ = ك ا + ا

+

يد$_{٢}$ ا = يد$_{٢}$ + ا

ك ا$_{٢}$ + يد$_{٢}$ ا = يد ك يد ا + ا$_{٢}$

إلا أن التجارب الحديثة التى استعمل فيها الاكسجين الثقيل (ا^{١٨}) أثبتت خطأ هذا الاعتقاد . ففى احدى التجارب وضعت خلايا طحلب الكلوريلا *Chloeell* فى محلول بيكربونات الصوديوم العادية مذابة فى ماء غنى بالاكسجين الثقيل ، ثم سلط الضوء على هذه الخلايا وجمع الاكسجين الناتج فاثبت تحليله أنه من النوع الثقيل فدل ذلك دلالة واضحة على أن الأكسجين يأتى مباشرة من أكسجين الماء [من نتائج تجارب Kamen (١٩٤٧)] .

وفى تجربة أخرى كان فيها أكسجين الماء أكسجيناً عادياً بينما كان أكسجين ثانى أكسيد الكربون المستعمل من النوع الثقيل فظهر أن غاز الاكسجين الناتج كان كله من نوع الأكسجين العادى.

من هذه التجارب ومن تجارب أخرى كثيرة ثبت بصفة قاطعة أن المعادلة التقليدية التى كانت تمثل عملية البناء الكربوايدراتى :

٦ ك ا$_{٢}$ + ٦ يد$_{٢}$ ا + طاقة ← ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ + ٦ ا$_{٢}$

لا يمكن أن تكون صحيحة ولا تمثل حقيقة التفاعلات التى تحدث أثناء العملية إذ من الواضح أنه لكى ينتج ستة جزيئات من الأكسجين من ماء التفاعل يلزم استخدام ١٢ جزىء من الماء بدلا من الستة المستعملة فى المعادلة القديمة . كما ظهر أيضاً أن الأكسجين الناتج من اختزال ثانى أكسيد الكربون يتحد مع الايدروجين المتبقى من تحلل جزيئات الماء الستة التى زيدت . وبذلك تصبح المعادلة الصحيحة التى تمثل واقع التفاعل الكيماوى كالآتى :

٦ ك ا° ا° + ٦ يد٢ ا* + ٦ يد٢ ا° ا* —طاقة← ك٦ يد١٢ ا٦ + ٦ يد٢ ا° ا° + ٦ ا٢*

أى أن :

٦ ك ا٢ + ١٢ يد٢ ا —طاقة← ك٦ يد١٢ ا٦ + ٦ يد٢ ا + ٦ ا٢

معدل عملية البناء الضوئى :

من المعلوم أن النبات الأخضر يقوم باستخدام ثانى أكسيد الكربون فى عملية البنـــاء الكربوايدراتى فى الضوء وهو فى نفس الوقت يهدم جزءاً من محتواه الكربوايدراتى فى عملية التنفس ويخرج نتيجة ذلك غاز ثانى أكسيد الكربون ، وهذا يستعمل بدوره فى عملية البناء الضوئى . لذلك فإنه لتقدير معدل عملية البناء الضوئى الحقيقى يجب أن يؤخذ بعين الاعتبار معدل التنفس بالإضافة إلى ما قد يستنفذه النبات الأخضر من ثانى أكسيد الكربون الجوى. وبناء على ذلك يكون لدينا معدلان لعملية البناء الضوئى : الأول معدل البناء الظاهرى وهو الناتج الظاهر نتيجة لتبادل الغازات بين النبات والوسط المحيط به، والثانى وهو معدل البناء الحقيقى وهذا يشمل الأول مضافا اليه معدل التنفس (عملية الهدم) .

طرق قياس معدل البناء الكربوايدراتى الظاهرى :

يمكن تقسيم الطرق التى تستعمل فى قياس معدل البناء الكربوايدراتى إلى ثلاثة طرق هى :

(١) تقدير ك ا٢ المستعمل .

(٢) تقدير الأكسجين المنطلق .

(٣) تقدير الزيادة فى الوزن الجاف للنسيج النباتى .

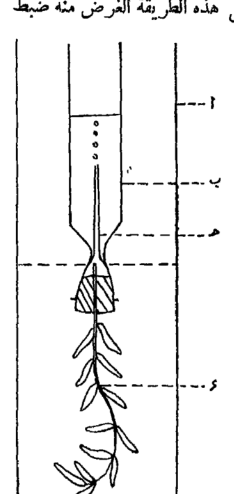
<u>(١) تقدير ك ا٢ المستعمل :</u>

يستخدم فى هذا التقدير الطريقة المعروفة بطريقة « التيار الهوائى المستمر » وتتلخص الطريقة فى وضع الأطراف السفلى للنباتات المستعملة فى الماء حتى لا تذبل ثم توضع فى إناء محكم ويمرر على النباتات تيار هوائى يحتوى على نسبة معروفة من ك ا٢ بعد أن تضاء النباتات ، ثم يمرر الهواء الناتج فى أنابيب خاصة لامتصاص ك ا٢ المتبقى . وبعد معرفة درجة تركيز ك ا٢ المستعمل وكذلك حجمه فإنه يمكن إيجاد الكمية التى استعملت منه .

<u>(٢) تقدير ا٢ المنطلق :</u>

من المعروف أنه إذا وضعت سيقان بعض النباتات المائية كالالوديا فى الماء الذى يحتوى على قليل من بيكربونات الصوديوم (مصدر لغاز ك ا٢) وعرضت لضوء الشمس أو لضوء صناعى فإنه يشاهد فى الحال خروج فقاعات الغاز من أطراف الأفرع المقطوعة ويكون خروج هذه الفقاعات على شكل تيار مستمر . ومن الملاحظ أن فقاعات الغاز الأولى تتكون عادة من الهواء الذى كان يملأ المسافات البينية وقد أخرج منها ليحل محله الأكسجين الناتج من عملية التمثيل الكربونى وبالتدريج تزداد نسبة الأكسجين فى فقاعات الغاز المنطلقة حتى تصبح كلها من الأكسجين الناتج من العملية . فإذا جمعت هذه الفقاعات واختبر هذا الغاز فإن الاختبار يدل على أنه غاز الأكسجين . وإذا عدت الفقاعات المتصاعدة فى وحدة الزمن أمكن اتخاذ هذه الطريقة « طريقة عد الفقاعات » أساساً لقياس معدل البناء الضوئى . إلا أن الفقاعات المتصاعدة لا تكون فى حجم واحد ولا تنطلق بسرعة واحدة نظراً لاختلاف قطر الساق المستعملة فى النباتات المختلفة كما أن حجم الفقاعات يتأثر بدرجة كبيرة بالضغط الأزموزى والتوتر السطحى للمحلول الخارجى .

وقد قام Wilmott (١٩٢١) بإدخال تعديل على هذه الطريقة الغرض منه ضبط حجم الفقاعات وإبعاد تأثير المحلول الخارجى عليها وذلك بأن نثبت على السطح المقطوع من النبات أنبوبة زجاجية ذات نهاية مدببة لتحدد حجم فقاعة الغاز مهما اختلف قطر الساق المستعملة ثم احاطة الطرف المدبب لهذه الأنبوبة بكأس زجاجية مملوءة بالماء المقطر (شكل ٣٢) وقد نصح باشباع الماء المحيط بالنبات بغاز الأكسجين قبل التجربة لمنع احتمال ذوبان أى جزء من الأكسجين المنطلق من العملية



(شكل ٣٢)
جهاز Wilmott لعد الفقاعات
(ا) الوعاء الزجاجى المستعمل فى التجربة
(ب) كأس زجاجى مملوء بالماء المقطر
(حـ) أنبوبة الفقاعات
(د) النبات المائى المستعمل

(٣) تقدير الزيادة فى الوزن الجاف للنسيج النباتى:

هذه الطريقة مبنية على أن الوزن الجاف للنسيج النباتى الذى يقوم بعملية البناء الكربوايدراتى يزداد نتيجة لتكوين بعض نواتج العملية وتراكمها والطريقة أن تؤخذ مساحات معينة ثابتة من الأوراق التى تركت معرضة لضوء الشمس على فترات زمنية مختلفة . وتقدر الزيادة فى وزنها الجاف بالنسبة إلى وزنها الجاف الأصلى .

العوامل التى تؤثر فى معدل عملية البناء الكربوايدراتى :

أولا : العوامل الخارجية وتشمل :

(١) تركيز ك ا$_2$ (٢) شدة الإضاءة
(٣) درجة الحرارة (٤) الماء
(٥) نقص التغذية (٦) تأثير السموم والمخدرات

ثانياً : العوامل الداخلية وتشمل :

(١) المحتوى الـكلوروفيلي للنسيج (٢) العامل البروتوبلازمى .

(٣) تراكم ناتجات البناء الضوئى .

نظرية العوامل المحددة The theory of limiting Factors

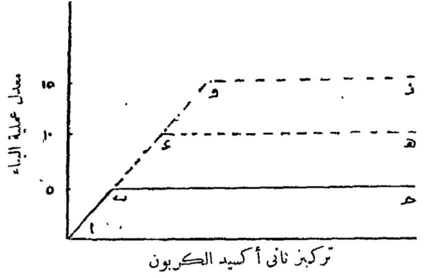
فى عام (١٩٠٥) وضع بلاكمان F. F. Blackman نظرية العوامل المحددة . ومؤدى هذه النظرية أنه عند دراسة ظاهرة من الظواهر أو عملية من العمليات كعملية البناء الضوئى والتى يؤثر فيها عوامل كثيرة لمعرفة مدى تأثير أحد هذه العوامل، فإنه يجب عدم إغفال العوامل الأخرى وإلا كانت النتائج غير صحيحة .

وتنص نظرية العوامل المحددة على أن العملية التى ترتبط سرعة سيرها بعوامل أخرى متعددة، فإن سرعة العملية تتحدد بأبطأ هذه العوامل. والمثل الآتى يفسر هذه النظرية .

إذا أضيئت ورقة نباتية إضاءة كافية لتحصل على الطاقة اللازمة لاستهلاك ٥ سم٣ من ك ا٢ فى مدة ساعة ، واعطى للورقة ١ سم٣ فقط من غاز ثانى أكسيد الـكربون فان الطاقة فى هذه الحالة تكون أكثر من اللازم لاستهلاك ثانى أكسيد الـكربون وبالمثل إذا زيد حجم الغاز إلى ٤ سم٣ فإن الطاقة الضوئية لم تزل أكثر من اللازم لاستهلاك هذا الحجم من الغاز ويكون العامل المحدد حتى الآن فى معدل العملية هو تركيز ك ا٢ . فإذا زيد الغاز إلى ٥ سم٣ فإن الطاقة الضوئية تكون كافية تماماً لاستهلاك ثانى أكسيد الـكربون المستعمل .

فإذا زيد الغاز عن ٥ سم٣ فإن معدل العملية لا يزداد لأن الضوء أصبح هو العامل المحدد الجديد لمعدل العملية ويمكن إظهار هذه العلاقة فى المنحنى ا ب حـ من الرسم البيانى التالى (شكل ٣٣) .

فإذا ما زادت شدة الإضاءة . فإن ذلك يساعد على استهلاك كمية أخرى من ك ا٢ ويزداد تبعاً لذلك معدل عملية البناء الضوئى إلى أن يصبح الضوء هو العامل المحدد مرة أخرى كما يظهر ذلك من المنحنيين ا ء هـ ، ا و ز من نفس الشكل .



(شكل ٣٣) رسم بيانى يوضح نظرية العوامل المحددة كما أوضحها بلاكمان

من ذلك يتضح أنه عند دراسة تأثير تركيز ك ا$_٢$ فى معدل عملية البناء الضوئى فإنه يجب وضع عامل الضوء موضع الاعتبار ، وبالتالى جميع العوامل الأخرى .

العوامل الخارجية :

(١) تركيز غاز ثانى أكسيد الكربون حول النبات :

يوجد ثانى أكسيد الكربون فى الهواء الجوى بتركيز ٠٫٠٣ ٪ بالحجم وهذه النسبة الضئيلة كافية تماما لعملية التمثيل الكربونى فى جميع النباتات الخضراء . ورغم أنها المصدر الوحيد لاستهلاك هذه النباتات ، إلا أن نسبتها دائماً ثابتة لأنه يعوض دائماً بما ينتج منه من تنفس الكائنات الحية ، وما يخرج من فوهات البراكين ، ومن عمليات الاحتراق المختلفة ، ومن تحلل وتعفن المواد العضوية .

وتحصل النباتات المائية على ما يلزمها من هذا الغاز إما على صورة ذائبة فى الماء أو من محلول بيكربونات الصوديوم أو البوتاسيوم .

وبزيادة تركيز ك ا$_٢$ حول النبات يزداد معدل عملية البناء الضوئى إلى أن يصل تركيزه إلى ١٥ ٪ ـ فإذا زاد التركيز عن هذه النسبة ، فإن معدل العملية يأخذ فى التناقص نظراً إلى التأثير السام لهذه التركيزات العالية على البروتوبلازم .

(٢) شدة الإضاءة :

يزداد معدل عملية البناء الضوئى بازدياد شدة الإضاءة حتى إذا ما جاوزت الإضاءة ضوء الشمس ، تأثرت العملية وانخفض معدلها نظراً لما يلحق البروتوبلازم والمادة الخضراء من الضرر تحت تأثير الإضاءة الشديدة.

وقد ظهر من تجارب Ursprung (١٩١٧) أن الأوراق الخضراء لا تتحمل الإضاءة المستمرة . ففى أحدى التجارب عرضت أوراق نبات الفاصوليا لضوء الشمس مدة ٥ ساعات متوالية فزاد المحتوى النشوى الأوراق زيادة كبيرة ، ولكن عندما عرضت مدة ٩ ساعات قلت نسبة النشاء فيها كثيراً . ويظهر من ذلك أن استمرار تعريض الأوراق للضوء لفترات طويلة يعطل تكوين النشاء وقد يعمل على تحلل الموجود منه فى الأوراق . وتعرف هذه الظاهرة بالتأثير الشمسى Solarization .

وتتأثر نباتات الظل بشدة الإضاءة تأثيراً كبيراً . فمن الملاحظ فيها أن معدل عملية البناء الضوئى يزداد كلما زادت الإضاءة إلى أن تصبح ١,٠ من شدة إضاءة الشمس وبعد ذلك تأخذ فى الانخفاض إذا زيدت شدة الإضاءة عن هذا القدر .

وللاضاءة المتقطعة تأثير كبير على معدل العملية. فقد أجرى Warburg (١٩١٩) تجارب على هذا النوع من الإضاءة مستعملا خلايا طحلب الكلوريلا واستخدم قرصا معدنيا مثقبا يدور أمام مصدر ضوئى لإحداث هذه الإضاءة المتقطعة وقارن تأثير تعريض خلايا الطحلب لفترات ضوئية متساوية من إضاءة عادية وإضاءة متقطعة . فلاحظ أن معدل البناء عند استعمال الاضاءة المتقطعة كان أكبر كثيراً منه عند استعمال الاضاءة المستمرة وأن الفرق بين المعدلين يقل كثيراً كلما نقصت شدة الضوء المستعمل. وقد علل هذه الظاهرة أنه أثناء فترة الظلام، يستمر ثانى أكسيد الكربون فى الدخول ويتراكم داخل الخلية ، وفى نهاية فترة الظلام يكون قد تراكم منه كمية كبيرة ، وعند حلول فترة الاضاءة يزداد معدل العملية لزيادة تركيز ك $أ_٢$ الأمر الذى لا يحدث فى الاضاءة المستمرة نظراً لاستهلاك ك $أ_٢$ أولا بأول فى العملية .

إلا أن البحوث الحديثة قد أثبتت بصفة قاطعة أن خلايا النبات الأخضر تبنى المركبات العضوية من ك ا٢ فى أثناء تعرضها لفترتى الضوء والظلام المتعاقبتين فى تجربة الإضاءة المتقطعة .

ولطول الموجة الضوئية تأثير كبير على معدل عملية البناء الضوئى . فقد وجد Warburg (١٩٢٣) و Stiles (١٩٢٥) أن العملية تبلغ أقصاها فى الضوء الأحمر (وهو أطول أمواج الطيف المرئى) وتقل فى الضوء الأزرق والبنفسجى (وهى أقصرها) بينما لا تكاد تحدث فى الضوء الأصفر ذى الموجة متوسطة الطول .

(٣) درجة الحرارة :

من المعروف أن رفع درجة الحرارة ١٠ درجات مئوية تزيد من سرعة التفاعل الكيماوى مرتين أو ثلاث مرات . أما التفاعلات الطبيعية فيزيد معدلها ١,٢ — ١,٣ مرة بينما يزداد معدل التفاعلات الضوئية ١,٤ مرة ، وقد لا تزداد عن الوحدة . وتسمى هذه العلاقة بالمعامل الحرارى . وحيث أن عملية البناء الضوئى عملية ضوئية فإنه من المنتظر أن تخضع لقوانين التفاعلات الضوئية . ولكن يؤخذ من النتائج التى أجراها F. F. Blackman ومساعدوه (١٩٠٤ — ١٩٠٥ — ١٩١١) أن المعامل الحرارى لبعض النباتات يتراوح بين ٢,٠٥ ، ٢,٥ .

وقد فسر بلاكمان هذه النتائج بأن افترض أن عملية البناء الضوئى لها طوران على الأقل . الطور الأول هو تفاعل ضوئى ويتضمن امتصاص الضوء ، والطور الثانى هو تفاعل كيماوى يحدث فى الظلام . وقد أطلق على الطور الثانى « تفاعل الظلام » Dark reaction أو « تفاعل بلاكمان » Blackman reaction نسبة إلى مكتشفه . فعندما تكون الاضاءة قليلة ومحددة للعملية فإن درجة الحرارة لا يكون لها تأثير على معدل عملية البناء الضوئى (لأن المعامل الحرارى للتفاعلات الضوئية هو ١ — ١,٤) . أما عندما تتوفر الاضاءة وثانى أكسيد الكربون . فإن درجة الحرارة تزيد من تفاعل الظلام وبذا يزداد المعامل الحرارى المميز للتفاعلات الكيماوية .

. ويجب أن يلاحظ أن زيادة تعريض النباتات لدرجات مرتفعة من الحرارة يؤدى حتما إلى الإضرار بالبروتوبلازم وينخفض معدل عملية البناء الضوئى سريعاً .

(٤) الماء :

يدخل الماء فى تكوين جزىء الكربوايدرات باتحاده مع ثانى أكسيد الكربون. وللماء فائدة أخرى غير مباشرة لأنه يعمل على امتلاء الخلايا فتظل الثغور مفتوحة ويدخل منها ثانى أكسيد الكربون وبذلك تستمر عملية التمثيل .وقد وجد Thoday (١٩١٠) أن هناك علاقة وثيقة بين معدل عملية البناء الضوئى ودرجة امتلاء الخلايا فى أوراق نبات عباد الشمس .

والجدول التالى يبين هذه العلاقة :

حالة الأوراق	معدل عملية البناء الضوئى بالمليجرامات للديسيمتر المربع فى الساعة
ممتلئة	١٦,١
ممتلئة نوعا	١٢,٤
عادية	٨,٥
مائلة للإرتخاء	٥,٣
مرتخية	١,٦

وقد علل هذا النقص فى معدل عملية البناء كلما نقص امتلاء خلايا الورقة بقفل ثغور الأوراق بدرجات متفاوتة تبعاً لدرجة امتلاء الخلايا بالماء .

(٥) نقص التغذية :

درس Briggs (١٩٢٢) تأثير نقص العناصر الغذائية على معدل عملية البناء الضوئى وأثبت أن معدل عملية البناء فى نباتات الفاصوليا ناقصة التغذية كان أقل منه

فى النباتات كاملة التغذية . وقد حصل كثيرون على نتائج مشابهة . Gregory and Richards (١٩٢٩) — Richards (١٩٣٢) — Gregory (١٩٣٧) .

(٦) تأثير السموم والمخدرات :

عند تعريض النباتات للمواد السامة والمخدرة (كالأثير والكلوروفورم) بتركيزات ضئيلة ، فإن معدل عملية البناء الضوئى يقل ، ولكن عند ابعاد تأثيرها فإن عملية البناء تعود إلى حالتها الطبيعية . أما إذا عرضت النباتات لتركيزات شديدة ولو لفترة قصيرة فإن ذلك يؤدى إلى موت الخلايا النباتية فتقف عملية التمثيل تماما ولا يمكن شفاؤها . وليس هناك أى دليل على أن للمخدرات والسموم مهما كان تركيزها ضئيلا تأثير منشط على عملية البناء الضوئى .

العوامل الداخلية :

(١) المحتوى الكلوروفيلى للنسيج :

يعتبر الكلوروفيل من أهم العوامل التى تؤثر فى معدل عملية البناء الضوئى ولا تتم هذه العملية إلا فى الأجزاء الخضراء من النباتات . أما الأجزاء الخالية من الكلوروفيل فلا يمكنها أن تمثل وإن وجد بها بعض نواتج العملية إلا أن ذلك يرجع إلى انتقال نواتج العملية اليها لغرض التخزين كما فى كثير من الجذور والسوق الدرنية كالبطاطا والبطاطس على الترتيب .

وليس من السهل دراسة هذا العامل كالعوامل الأخرى الخارجية ، لأنه من الممكن التحكم فى العوامل الأخيرة : أما هذا العامل فليس من السهل التحكم فيه لوجود المادة الخضراء داخل خلايا الورقة إلا فى بعض الحالات الخاصة التى تتكون فيها المادة الخضراء تدريجيا . فمثلا إذا حفظت نباتات فى الظلام مدة كافية فإن سيقانها تستطيل ويقل محتوى الخلايا من المادة الخضراء . فإذا عرضت هذه النباتات للضوء فإن المادة الخضراء تأخذ فى الزيادة فى الخلايا المعرضة للضوء تدريجياً . وعندئذ يمكن دراسة تأثير هذا العامل . فإذا كان تركيز الكلوروفيل هو العامل المحدد للعملية فإنه من

المنتظر زيادة معدل عملية البناء كلما زاد محتوى الخلايا من المادة الخضراء إلى أن يحدد العملية عامل آخر .

وقد درست Miss Irving (١٩١٠) هذه العلاقة على البادرات الخالية من المادة الخضراء نتيجة لبقائها فى الظلام Etiolated seedlings للشعير والفول ، ووجدت أن هذه البادرات ليست لها القدرة على البناء الضوئى حتى بعد تعريضها للضوء مدة كافية ليزداد محتواها الكلوروفيلى . وقد عللت هذه النتائج بأن المادة الخضراء عند بدء تكوينها لا تكون العامل المحدد وإنما هناك عامل آخر هو الذى يحدد العملية ، وقد أطلقت على هذا العامل « العامل البروتوبلازمى » Protoplasmic factor وهذا الأخير لا يتم تكوينه إلا بعد تكوين الكلوروفيل . وعندئذ فقط تتناسب عملية البناء الضوئى طردياً مع تركيز المادة الخضراء .

وللنباتات الأرضية ذات الأوراق الملونة وكذلك الطحالب الحمراء والبنية القدرة على القيام بعملية البناء الضوئى نظراً لاحتوائها هى الأخرى على المادة الخضراء مستترة تحت الأصباغ الأخرى . فإذا أخذت القنابات الحمراء لنبات بنت القنصل Euphorbia بعد تعريضها للضوء مدة كافية ثم وضعت فى ماء يغلى لبضع دقائق لقتل البروتوبلازم واستخلاص المادة الملونة الحمراء ، فإنك تلاحظ ظهور اللون الأخضر فى الأوراق بعد إزالة الصبغة الحمراء . فإذا ما أجرى على الورقة اختبار النشاء باليود ، تلاحظ انصباغها باللون الأزرق دليلا على أنها قامت بعملية البناء الضوئى .

(٢) العامل البروتوبلازمى :

سبق الإشارة إلى هذا العامل عند دراسة المحتوى الكلوروفيلى للنبات وليس من السهل معرفة أو دراسة هذا العامل ويرى Willstatter & Stoll أن هذا العامل ذو طبيعة أنزيمية .

(٣) تراكم ناتجات عملية البناء الضوئى :

بناء على قانون فعل الكتلة ، فإن استمرار عملية البناء الضوئى لمدة طويلة يؤدى

إلى تراكم ناتجات العملية فى الخلايا الممثلة ويأتى الوقت الذى تقف فيه العملية تماماً رغم توفر جميع العوامل الأخرى ، وهذا هو الملاحظ دائماً فى النباتات التى تختزن فى أجزائها الخضرية ناتجات عملية البناء الضوئى على هيئة سكريات كالقصب . فإن معدل عملية البناء بها تكون أقل من الأخرى التى تختزن هذه الناتجات على شكل نشاء. ذلك لأنه فى النوع الأخير من النباتات (معظم ذات الفلقتين) عندما يصل تركيز السكر بها درجة معينة فإنه يتكاثف إلى نشاء . وحيث أن هذا الأخير مركب غير ذائب . فإن نواتج عملية البناء الضوئى تبعد أول بأول من وسط التفاعل ويصبح تركيزها كسكريات قليلا مما يؤدى إلى استمرار العملية الأمر الذى لا يحدث للنوع الأول من النباتات (معظم ذات الفلقة الواحدة) إذ ليس من المألوف تكوين النشاء فى أوراقها .

ناتج عملية التمثيل الضوئى

كان Sachs (١٨٦٢) أول القائلين بأن النشاء هو الناتج الكربوايدراتى المباشر لعملية التمثيل الضوئى . وأنه عند تعريض النباتات للضوء فإنها تقوم باختزال ثانى أكسيد الكربون فى الخلايا الخضراء وتنتج مادة عضوية هى النشاء . وأن النشاء هو نقطة البداية ومنه تتكون المواد العضوية الأخرى كالبروتينات والدهون بعد حدوث سلسلة من التفاعلات المختلفة .

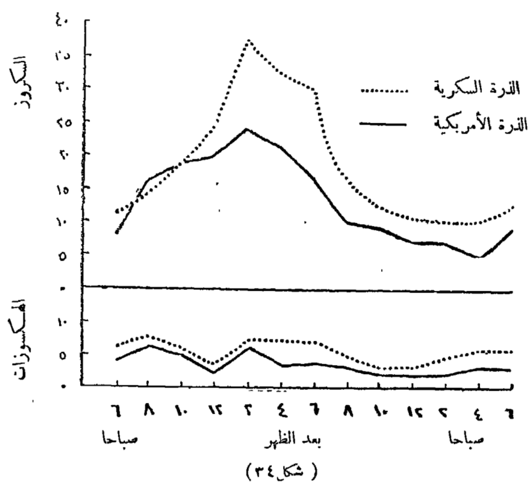
وفى عام (١٨٨٥) جمع Meyer أوراق النباتات المختلفة وأجرى عليها اختبار اليود لاختبار وجود النشاء ، فلاحظ أن نباتات ذات الفلقة الواحدة لا يتكون النشاء فى أوراقها بينما احتوت أوراق نباتات ذات الفلقتين على كمية من النشاء نتيجة لعملية التمثيل الضوئى . وقد أوضحت هذه التجارب أن النشاء لا يمكن أن يكون الناتج الأول لعملية التمثيل الضوئى . وقد سميت الأوراق التى لا تكون النشاء بالأوراق السكرية ، بينما سميت الأوراق التى تكون النشاء بالأوراق النشوية .

وتحتوى أوراق النباتات على ثلاثة أنواع من السكريات هى سكر الجلوكوز

وسكر الفركتوز وهى سكريات أحادية (ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ أ$_{٦}$) ، وسكر القصب وهو سكر ثنائى (ك$_{١٢}$ يد$_{٢٢}$ أ$_{١١}$) .

وعندما حللت الأوراق النباتية أثناء عملية التمثيل فى ساعات للنهار المختلفة ، لوحظ أن محتواها من السكريات الأحادية يظل ثابتاً تقريباً طول ساعات النهار ، بينما يتغير محتواها من سكر القصب فيزداد تركيزه باطراد عملية التمثيل الضوئى (شكل ٣٤) .

وقد فسر البعض هذه النتائج بأن سكر القصب لا بد أن يكون الناتج الأول لعملية التمثيل الضوئى بدليل تغير تركيزه بتغير ساعات النهار ، ورأى آخرون أن الناتج الأول للعملية هو السكريات الأحادية . وأن تركيزها فى الأوراق يظل ثابتاً وأن الزائد



(شكل ٣٤)

التغيرات اليومية فى محتوى أوراق الذرة السكرية والذرة الشامية من الهكسوزات والسكروز بالجرام لكل متر مسطح من الاوراق (عن *Miller*)

منها يبنى إلى سكر القصب ومن هنا جاءت الزيادة فى هـــذا السكر باطراد عملية التمثيل الضوئى .

وليس من السهل إثبات أى السكريات تتكون فى الأوراق نتيجة لعملية التمثيل الضوئى . وقد درست Mrs. Onslow (١٩٣١) كل ما يتصل من أبحاث فى هـذا الموضوع وخلصت إلى أن الناتج الأول لعملية التمثيل الضوئى ليس سكراً أحادياً عادياً ، بل هو سكر أحادى من نوع الجاما (الفيورانوز Furanose) وهذا الأخير نشط جداً ومنه تنتج السكريات الأحادية العادية والسكروز والنشاء .

على أنه سبق الإشارة إلى الأبحاث الحديثة التى أجراها كلفن وبنسون (١٩٤٩ - ١٩٥٤) (ص ١٤٥) ، والتى أثبتت بصفة قاطعة أن أول سكر نقى يظهر نتيجة لعملية التمثيل الضوئى فى خلايا النبات الأخضر هو سكر القصب (السكروز) ومنه ينتج سكرى الجلوكوز والفركتوز . ومما يجدر الإشارة اليه هنا أن تكوين سكر القصب بالخلايا يسبقه ظهور مركبى فوسفات الجلوكوز وفوسفات الفركتوز : وعند تكاثف هذين المركبين ينتج سكر القصب وتنطلق الفوسفات لفسفرة مركبات أخرى بالخلية .

السكريات الأحادية :

أهم ما يوجد من هذه السكريات فى الخلية النباتية هو سكر الجلوكوز وسكر الفركتوز وسكر المانوز وسكر الجلكتوز ($ك_٦ يد_{١٢} ا_٦$) . والسكران الأخيران (المانوز والجلكتوز) لا يوجدان على حالة مفردة فى الخلايا النباتية ولكنهما يدخلان فى تركيب مركبات كربوايدراتية معقدة مثل الهيمسليولوز والبكتينات وغيرها . ويحتوى جزىء هذه السكريات على ٦ ذرات من الكربون أحدها الدهيدية (ك يد ا) وتوجد فى سكر الجلوكوز والمانوز والجلكتوز ، أو تكون كيتونية (ك=ا) وتوجد فى سكر الفركتوز . هذه المجموعات الالدهيدية والكيتونية نشطة جداً وهى التى تسبب اختزال هذه السكريات لمحلول فهلنج وتكوين الأوزوزونات . ونظراً

لاحتواء هذه السكويات على المجموعات الـكحولية . فإن لهـا القدرة على الاتحاد والتكاثف لتـكون سكريات ثنائية وثلاثية وعديدة التسكر .

وفيما يلي بيان الفرق فى تركيب كل جزىء من هذه السكريات الأحادية المختلفة :

الجلوكوز

ا يد ــ ك
|
يد ا ــ ك ــ يد
|
يد ــ ك ــ ا يد
|
يد ا ــ ك ــ يد
|
يد ا ــ ك ــ يد
|
يد ا يد$_{٢}$ ــ ك

المانوز

ا يد ــ ك
|
يد ــ ك ــ ا يد
|
يد ــ ك ــ ا يد
|
يد ا ــ ك ــ يد
|
يد ا ــ ك ــ يد
|
يد ا يد$_{٢}$ ــ ك

الجلـكتوز

ا يد ــ ك
|
يد ا ــ ك ــ يد
|
يد ــ ك ــ ا يد
|
يد ــ ك ــ ا يد
|
يد ا ــ ك ــ يد
|
يد ا يد$_{٢}$ ــ ك

الفركتوز

يد ا يد$_{٢}$ ــ ك
|
ا = ك
|
يد ــ ك ــ ا يد
|
يد ا ــ ك ــ يد
|
يد ا ــ ك ــ يد
|
يد ا يد$_{٢}$ ــ ك

من هذه التركيبات يلاحظ أن الفرق بين السكريات الألدهيدية (الجلوكوز والمانوز والجلكتوز) انما هو نتيجة وضع مجموعات الايدروكسيل والايدروجين على الأسطح المختلفة بالنسبة للكربون فى الجزىء .

السكريات الثنائية :

تتكون السكريات الثنائية نتيجة لاتحاد جزيئين من السكريات الاحادية سواء كان الاتحاد بين جزيئين من نوع واحد أو من نوعين مختلفين . ويحدث الاتحاد بمساعدة أنزيم خاص مع استخلاص جزىء من الماء :

أنزيم

ك٦ يد١٢ أ٦ + ك٦ يد١٢ أ٦ ← ك١٢ يد٢٢ أ١١ + يد٢ أ

فيتكون سكر القصب باتحاد جزىء من الجلوكوز مع جزىء من الفركتوز عن طريق المجموعة الالدهيدية فى جزىء الجلوكوز والمجموعة الكيتونية فى جزىء الفركتوز لذلك كان هذا السكر غير مختزل .

أما جزىء سكر الشعير (المولتوز) فيتكون باتحاد جزيئين من سكر الجلوكوز عن طريق المجموعة الالدهيدية فى أحدهما ومجموعة هيدروكسيلية فى الجزىء الآخر وعلى ذلك تبقى المجموعة الأخرى الألدهيدية فى الجزىء الثانى حرة . وهـذا هو السبب فى أن سكر الشعير من السكريات المختزلة . وليس من الثابت وجود سكر الشعير بحالة حرة فى الخلية النباتية ، ولكن مما لا شك فيه أن وجوده ضرورى كخطوة وسطية بين الجلوكوز والنشاء .

السكريات الثلاثية :

أهمها سكر الرافينوز . ويكثر فى بذور القطن والشعير والبنجر . وينتج من تكاثف ثلاثة سكريات أحادية هى الجلكتوز والجلوكوز والفركتوز باستخلاص جزيئين من الماء .

أنزيم

ك٦ يد١٢ أ٦ + ك٦ يد١٢ أ٦ + ك٦ يد١٢ أ٦ ⟵ ك١٨ يد٣٢ أ١٦ + ٢ يد٢ أ

وهذا السكر غير مختزل نظراً لاشتراك المجموعات الألدهيدية والكيتونية في عمليات التكاثف .

السكريات عديدة التسكر :

النشاء : وهو أكثر المركبات الكربوايدراتية شيوعاً في النباتات . ويوجد في كثير من الحبوب والبقول والجذور والسوق الدرنية . وهو على العموم يكثر في أماكن الادخار .

ويختزن النشاء عادة في البلاستيدات عديمة اللون . ويبدأ بالظهور في فجوة البلاستيدة على شكل نواة صغيرة تعرف بالسرة Hilum ثم يتراكم على هذه السرة طبقات متتابعة من النشاء تزداد في السمك فتضغط على جدار البلاستيدة الذي يتمدد ليساير الزيادة في حجم حبيبة النشاء ويظل مغلفاً لها .

وتبدأ عملية بناء النشاء من تكاثف جزيئين من سكر الجلوكوز مكوناً سكر المولتوز الذي يتكاثف ليكون سلسلة متشعبة عديدة التسكر هي النشاء ، كل شعبة مكونة من ٢٥ — ٣٠ جزيء من الألفا جلوكوز متصلة ببعضها بنفس النظام الذي تتحد به في سكر المولتوز أي أن المجموعة الألدهيدية (رقم ١) في جزيء جلوكوز متحدة بالمجموعة الهيدروكسيلية (رقم ٤) في جزيء الجلوكوز الآخر وهكذا .

السليولوز : يتكون جزيء السليولوز من تكاثف عدد كبير من جزيئات البيتا جلوكوز يفوق كثيراً العدد الذي يشترك في تكوين جزيء النشاء ، ويعتبر سكر السللوبايوز (ك١٢ يد٢٢ أ١١) هو الناتج الوسطى بين جزيئات البيتا جلوكوز وجزيء السليولوز . وتتصل ببعضها بالوضع (١ — ٤) السابق الإشارة اليه .

والسليولوز من النواتج الهامة لعملية التمثيل الضوئي . إذ منه يتكون هيكل النبات . وتتكون شعرة القطن من السليولوز النقي . وقد يوجد مختلطاً بمادة اللجنين في أوعية الخشب .

وجدير بالذكر هنا أن الهميسليولوز الذى يكثر وجوده فى جنين الترمس والبن والبلح كغذاء مدخر لا علاقة له بالسليولوز إذ أن تركيبهما مختلف تمام الاختلاف .

تكوين النشاء :

رأينا مما سبق أن الناتج الأول لعملية التمثيل الضوئى هو نوع من السكريات ، وأن النشاء يتكون كناتج ثانوى للعملية . ويتحول السكر إلى نشاء أو العكس داخل خلايا النباتات بسرعة كبيرة .

فى عام (١٨٨٥) قام Meyer بتغذية بعض الأوراق بمحاليل سكرية مختلفة ثم اختبر للنشاء بعد مدة من الزمن ، فلاحظ أن الأوراق التى غذيت بمحلولى سكر القصب احتوت على نسبة من النشاء أعلا من تلك التى غذيت بمحلول سكر الجلوكوز . وقد أيدت التجارب التى تلتها نتائج « ماير » ، مع أنه كان من المنتظر أن تبنى الأوراق المغذاة بسكر الجلوكوز كمية أكبر من النشاء حيث أن جزيئه يتكون من الجلوكوز .

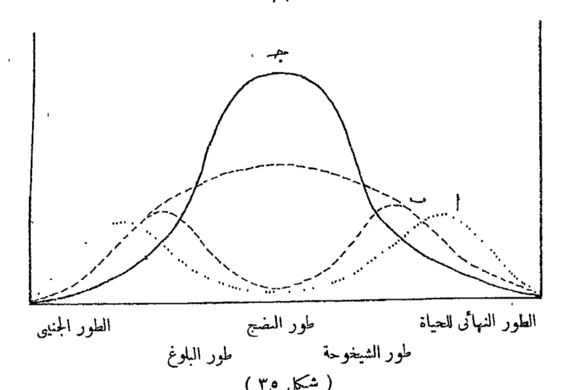
وفى عام (١٨٩٨) أعاد Winkler تجارب « ماير » مستعملا أوراق نباتية مختلفة فى محاليل مختلفة التركيز من سكر القصب . وأظهرت نتائجه أن لكل نوع من النباتات ما يسمى بالتركيز الحرج Critical concentration عندما يبلغه النبات يبدأ فى تكوين النشاء من السكريات الزائدة . فى الأوراق النشوية (معظم أوراق ذات الفلقتين) يكون هـذا التركيز الحرج منخفضاً جداً لذلك فإنها تبنى النشاء بعد فترة قصيرة من ابتداء عملية التمثيل الضوئى . وقد وجد أن التركيز الحرج لأوراق الجارونيا هو ٢,ـ ٥,٪ من السكر. أما أوراق نباتات الفلقة الواحدة (الأوراق السكرية) فيظهر أن تركيزها الحرج بعيد جداً ولا تبلغه تحت الظروف العادية ولذلك لا تبنى النشاء نتيجة لعملية التمثيل الضوئى . فعندما غذيت أوراق الياسنت بمحلول سكرى تركيزه ١٥ ٪ وأوراق قصب السكر بمحلول سكرى تركيزه ١٨ ٪ تمكنت من بناء النشاء فى خلاياها .

وقد أوضح Lundegardh (١٩١٣) أن الأوراق تأخذ فى بناء النشاء فى خلاياها

إذا زاد تركيز المحلول السكرى عن التركيز الحرج ، ويستمر البناء بزيادة التركيز إلى أن يصل تركيز المحلول ٢٠ ٪ تقريباً وعنده لا يزيد معدل البناء . فإذا زيد التركيز إلى ٤٠ ٪ فإن عملية بناء النشاء لا تتوقف فحسب بل إن النشاء الموجود فى الأوراق يأخذ فى التحلل إلى سكريات . ويرجع ذلك إلى أن تركيز ٤٠ ٪ يسبب بلزمة خلايا الأوراق ويقل محتواها المائى فيتحلل النشاء إلى سكر . ومما يؤيد صحة ذلك التعليل تلك التجارب التى قام بها Wolff (١٩٢٦) عندما جفف شرائح رقيقة من البطاطس تجفيفاً صناعياً فلاحظ إزدياد محتواها السكرى (خصوصاً من سكر القصب) زيادة كبيرة صحبها نقص فى محتواها النشوى . وقد استخدمت هذه الطريقة فى المانيا لتحضير السكر من النشاء .

ولدرجة الحرارة تأثير كبير على بناء النشاء ، فقد وجد Barker (١٩٣٣) أنه عند تعريض درنات البطاطس إلى درجة ١ — ٢° م لمدة من الزمن فإن محتواها السكرى يزداد زيادة كبيرة على حساب نقص المحتوى النشوى للدرنات . فإذا ما رفعت درجة حرارة هذه الدرنات السكرية إلى درجة ١٥° م تحول السكر سريعاً إلى نشاء وزاد المحتوى النشوى للدرنات . وأنه من المشاهدات المعروفة أن أوراق النباتات دائمة الإخضرار تحتوى على نسبة عالية من السكريات ونسبة منخفضة من النشاء فى فصل الشتاء بينما يشاهد العكس فى فصل الصيف .

ولعمر النبات أو العضو النباتى علاقة وثيقة بمحتوى العضو من النشاء والسكريات . وقد قام F.F. Blackman بجمع نتائج الباحثين فى هذا الموضوع ولاحظ أنه يوجد فى جميع نتائجهم تشابه كبير من حيث المحتوى النشوى والسكرى للأعضاء النباتية فى أطوار النمو المختلفة . وعلى ضوء هذه النتائج قام هذا العالم بعمل الرسم البيانى (شكل ٣٥) الذى يوضح العلاقة بين الهكسوزات والسكروز والنشاء فى أطوار النمو المختلفة للنبات أو العضو النباتى . ومنه يتضح أن الهكسوزات يكثر وجودها فى الطور الجنينى وكذلك فى الطور الذى يسبق الطور النهائى للحياة . وفى طورى البلوغ والشيخوخة يكثر وجود السكروز . أما فى طور النضج فإن النشاء يتراكم على حساب السكريات الذائبة فى النباتات التى تبنى النشاء .



(شكل ٣,٥)

المحتوى السكرى والنشوى فى الأعضاء النباتية فى أطوار النمو المختلفة كما يراه F.F. Blackman

ا ــ الهكسوزات　　　ب ــ السكروز　　　جـ ــ النشاء

أما إذا كانت النباتات من النوع الذى لا يبنى النشاء ، فإن السكروز هو الذى يزداد تركيزه فى طور النضج . وقد أثبتت التجارب التى أجراها « ندا وحجازى » (١٩٥٢) وجود هذه العلاقة فيما يختص بنمو ونضج ثمار الكمثرى .

المواد الملونة فى النباتات :

تنقسم المواد الملونة التى توجد فى النباتات إلى قسمين رئيسيين :

القسم الأول : مواد ملونة تذوب فى المذيبات العضوية مثل كحول الايثايل وكحول الميثايل والأسيتون والأثير وأثير البترول والبنزين والكلوروفورم .

القسم الثانى : مواد ملونة تذوب فى الماء .

المواد الملونة التى تذوب فى المذيبات العضوية :

أهم هذه المواد الملونةما يوجد فىالأوراق الخضراء وتنقسم هذهالمواد إلىقسمين :

(١) المواد الملونة الخضراء وهى : كلوروفيل ا (ك$_{٥٥}$ يد$_{٧٣}$ ا$_{٥}$ ن$_{٤}$ مغ) ،

كلوروفيل ب (ك$_{٥٥}$يد$_{٧٠}$ا$_{٦}$ن$_{٤}$مغ) وهى التى تكسب الأوراق والأجزاء الخضراء لونها الأخضر .

(٢) المواد الملونة البرتقالية والصفراء وهى : الكاروتين (ك$_{٤٠}$يد$_{٥٦}$) والزانثوفيل (ك$_{٤٠}$يد$_{٥٦}$ا$_{٢}$) وتوجد مختفية تحت المواد الملونة الخضراء .

ويدخل تحت المواد الملونة البرتقالية والصفراء طائفة كبيرة من المواد الملونة تعرف بالكاروتينات Carotinoids وهى التى تكسب بعض الأزهار والثمار ألوانها الزاهية ومن أمثلتها :

١ — الكابسنثين Capsanthin (ك$_{٤٠}$يد$_{٥٦}$ا$_{٣}$) ويوجد فى ثمار الفلفل الحمراء .
٢ — الكابسوروبين Capsorubin (ك$_{٤٠}$يد$_{٥٨}$ا$_{٤}$) ويوجد أيضاً فى ثمار الفلفل الحمراء .
٣ — الزياكسنثين Zeaxanthin (ك$_{٤٠}$يد$_{٥٦}$ا$_{٢}$) ويوجد فى حبوب الذرة الصفراء .
٤ — الكربتوزانثين Cryptoxanthin (ك$_{٤٠}$يد$_{٥٦}$) ويوجد فى ثمار الفلفل الحمراء .
٥ — الكاروتين Carotin (ك$_{٤٠}$يد$_{٥٦}$) ويوجد فى بتلات الأزهار الصفراء وبعض الثمار .
٦ — الزانثوفيل Xanthophyll (ك$_{٤٠}$يد$_{٥٦}$ا$_{٢}$) ويوجد فى بتلات الأزهار الصفراء وبعض الثمار .
٧ — البكسين Bixin (ك$_{٢٨}$يد$_{٢٤}$ا$_{٥}$) ويوجد فى ثمرة نبات البكسا وتحضر منه مادة ملونة تستعمل فى تلوين الزبد .
٨ — الأوريلين Orelin (ك$_{٥}$يد$_{٦}$ا$_{٤}$) ويوجد أيضاً فى ثمرة البكسا .
٩ — اللايكوپرسين Lycopersin ويكسب ثمرة الطماطم لونها الأحمر .
١٠ — الفيوكوسانثين Fucoxanthin (ك$_{٤٠}$يد$_{٥٤}$ا$_{٦}$) ويوجد فى الطحالب البنية . وغير ذلك من الكاروتينات الكثيرة التى لا يتسع المقام لسردها .

وهناك مواد ملونة أخرى غير كاروتينية ولكنها تذوب فى المذيبات العضوية

ومن أمثلتها مادة الكركومين Curcumin ($ك_{٢١} يد_{٢٠} ا_{٦}$) وتوجد فى ريزومات الكركم وتكسبها اللون الأصفر المعروف .

ولا تتكون المادة الخضراء فى النباتات إلا بمساعدة الضوء . وقد أثبت Eyster (١٩٢٨) أن الكلوروفيل يتكون فى مرحلتين : المرحلة الأولى وتتكون فيها مادة البروتوكلوروفيل Protochlorophyll وتتكون فى الظلام . أما المرحلة الثانية ففيها يتحول البروتوكلوروفيل إلى الكلوروفيل Chlorophyll

وبزيادة شدة الإضاءة يزداد تركيز الكلوروفيل فى الأوراق إلى درجة معينة فإذا زادت شدة الإضاءة عن ذلك قلت درجة تركيزه فى الأوراق . وتمتاز نباتات الظل بكبر بلاستيداتها الخضراء عن نباتات الشمس وبقلة تركيز الكلوروفيل بها .

وإذا فحص محلول الكلوروفيل بواسطة الاسبكتروسكوب ظهر أنه يمتص الضوء الأحمر بدرجة كبيرة ثم يلى منطقة الامتصاص الحمراء أربع مناطق امتصاص تأخذ فى القلة فى الضوء الأصفر والأخضر ، ويعقب ذلك منطقة امتصاص كبيرة نوعا فى منطقة اللون الأزرق تليها نقطة امتصاص كبرى فى اللون الأزرق النيلى .

ويمكن فصل الصبغات الأربع المستخلصة من الورقة الخضراء باستعمال عمود الكروماتوجرام. وهو عمود من الزجاج مملوء بمسحوق ناعم من كربونات الكالسيوم أو أكسيد الألومنيوم أو غير ذلك من المواد التى تصلح لهذا الغرض. فإذا صب مستخلص الصبغات فى البنزين أو أثير البترول فوق عمود الكروماتوجرام ثم سحب المستخلص من أسفل الأنبوبة الزجاجية فإن الصبغات الأربع تتجمع تجمعاً سطحياً على جزيئات المادة المستعملة فى طبقات متتابعة منفصلة عن بعضها تماماً . فإذا كشطت كل طبقة منها على حدة واستعمل المذيب المناسب حصلنا على الصبغات الأربع كل على حدة .

ويمكن فصل الصبغات عن بعضها باستعمال المذيبات العضوية المختلفة وهذه الطريقة مبنية على اختلاف خواص الصبغات فى درجة ذوبانها فى المذيب العضوى الواحد . فمثلا يذوب الزانثوفيل بدرجة أكبر من الأصباغ الأخرى فى كحول الميثايل ، ويميل الكاروتين للذوبان بدرجة كبيرة فى أثير البترول . أما الصبغات الخضراء

(الكلوروفيلات) فلا تذوب فى أثير البترول إلا إذا احتوى على كمية ولو قليلة من الأسيتون . وبناء على هذه الخواص أمكن فصل كل منها على حدة .

المواد الملونة التى تذوب فى الماء :

وتشمل عدداً كبيراً من المواد الملونة أهمها :

١ - الفلافون والفلافونول Flavones and flavonols وتسمى بالمواد الملونة البيضاء وتوجد فى جميع أجزاء النبات ويمكن الكشف عنها فى بتلات الأزهار البيضاء وتتميز بتفاعلها مع القلويات فتعطى اللون الأصفر .

٢ - الانثوسيانين Anthocyanins وهى مجموعة من المواد الملونة توجد فى جذور البنجر وأوراقه وتكسبها لونها الأحمر المعروف وتوجد فى جذور الجزر الأحمر وفى بتلات كثير من الأزهار مثل زهرة الكركديه والفربينيا . (تستعمل بتلات الكركديه فى تحضير شراب الكركديه المعروف وتكسبه صبغة الانثوسيانين لونه الأحمر المميز) .

ويتميز الانثوسيانين بتفاعله مع القلويات معطياً لوناً بنفسجياً ومع الأحماض لوناً أحمراً زاهياً .

ثانيا: بناء المواد البروتينية Protein synthesis

قدمنا أن الأزوت من أهم العناصر الغذائية التى يحتاج إليها النبات . فهو يدخل فى تركيب المادة الخضراء والمادة البروتوبلازمية والبروتينات والأحماض الأمينية .

وبناء المواد الأزوتية فى النبات ليس من الموضوعات السهلة ، إذ ليس من السهل الحصول على المواد البروتينية بحالة نقية فى النبات كما هو الحال فى المواد الكربوايدراتية ، فهى ليست ثابتة ولكنها تتغير دائماً من حالة إلى أخرى الأمر الذى يجعل دراستها من الأمور الشاقة . إلا أن كثرة تحولها وعدم ثباتها يكون فى مصلحة الكائن الحى فهو يؤدى إلى التغير الدائم فى خلاياه . وهذه ظاهرة الحياة .

ووسائل التحليل الكيماوى التى وصل إليها العلم حتى الآن ليست كافية لدراسة المادة البروتينية معقدة التركيب . وليس أمامنا إلا أن نكون صورة ما عن تركيبها بدراسة ناتجات عملية انحلالها .

فعند معاملة المادة البروتينية بالأحماض القوية فإنها تتحلل فى النهاية إلى خليط من الأحماض الأمينية ، ويسبق تكوين الأحماض الأمينية انحلال المادة البروتينية إلى عدد من النواتج الوسطية كالببتونات وعديد الببتيد وثنائى الببتيد وأخيراً الأحماض الأمينية .

وعدد الأحماض الأمينية المعروفة حتى الآن حوالى ٢٥ حامضاً ، وتكون الأحجار الأساسية التى يبنى منها جزىء البروتين المعقد . وليس من الضرورى وجودها كلها فى جميع أنواع البروتينات . وتمتاز الأحماض الأمينية باحتوائها على شقين أحدهما حامضى والآخر قاعدى. أى أن الحامض الأمينى يسلك مسلك الأحماض والقلويات إذ يحتوى كل حامض أمينى على مجموعة واحدة أو أكثر كربوكسيلية (— ك ا ا د) ومجموعة واحدة أو أكثر من المجموعات الأمينية (— ن د٢). وأهم الأحماض الأمينية ما يأتى :

أولا : الأحماض الأمينية الأليفاتية Aliphatic amino - acids

ا — الجلايسين Glycine كد٢ (ن د٢) . ك ا ا د

ب — الألانين Alanine كد٣ . كد (ن د٢) . ك ا ا د

حـ — الاسبرتيك Aspartic acid كد٢ ك ا ا د
|
كد (ن د)٢ . ك ا ا د

ء — الجلوتاميك Glutamic acid ك د٢ ⟨ كد٢ . ك ا ا د / كد (ن د٢) . ك ا ا د ⟩

هـ — اللايسين Lysine كد٢ (ن د٢) . كد٢ . كد٢ . كد٢ . كد (ن د٢) . ك ا ا د

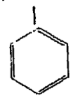
(ى) السيستين Cystine ك يد٢ — كب — كب — ك يد٢

ك يد (ن يد٢)   ك يد (ن يد٢)

ك ا ا يد   ك ا ا يد

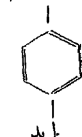
ثانياً : الأحماض الأمينية العطرية Aromatic amino-acids

(ا) الفينايل الانين Phenylalanine ك يد٢ . ك يد (ن يد٢) .ك ا ا يد



(ب) التيروسين Tyrosine

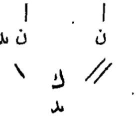
ك يد٢ . ك يد (ن يد٢). ك ا ا يد



ا يد

(حـ) هستيدين Histidine

يد ك = ك .ك يد٢. ك يد (ن يد٢). ك ا ا يد



(ى) التربتوفان Tryptophane

ك . ك يد٢ . ك يد (ن يد٢).ك ا ا يد

ك يد

ن

يد

تقسيم البروتينات :

تنقسم البروتينات الى الأقسام الرئيسية الآتية :

(١) البروتينات البسيطة Simple proteins

يشمل هذا القسم البروتينات ذات الأوزان الجزيئية العالية . وأهمها الألبيومين

والجلوبيولين والجلوتين والبرولامين . وتختلف هذه البروتينات عن بعضها فى قابليتها للذوبان وفى خواصها . فمثلا يذوب البيومين البيض والخضروات بسهولة فى الماء بينما لا يذوب الجلوبيولين إلا فى محاليل أملاح الأحماض والقلويات القويةمثل محلول كلورور الصوديوم . ويذوب الجلوتين فى الأحماض والقلويات الضعيفة . أما البرولامين فإنه لا يذوب إلا فى محلول ٧٠ — ٨٠ ٪ من الكحول .

(٢) البروتينات التزاوجية Conjugated proteins

تختلف بروتينات هذا القسم عن البروتينات البسيطة فى أنها تكون متحدة بمركبات أخرى غير بروتينية . وأهم بروتينات هذا القسم هى البروتينات النووية التى تكون أكثر المادة الكروماتينية فى النواة ، وتتكون البروتينات النووية باتحاد جزيئين من البروتين بالحامض النووى ويتكون الحامض النووى من حامض الفسفوريك وسكر البنتوز ومركب أزوتى .

(٣) البروتينات المحولة Derived proteins

تتكون هذه البروتينات نتيجة لإحداث تحورات فى جزيئات البروتينات الأخرى بمعاملتها بالأحماض أو القلويات أو الحرارة أو الأنزيمات فتنتج مواد تقع وسطاً بين جزىء البروتين المعقد والأحماض الأمينية ومنها البتونات والببتيدات .

مصادر الازوت للنبات :

تحصل جميع النباتات الخضراء الراقية ـ إذا استثنينا النباتات البقولية ـ على ما تحتاجه من الأزوت من التربة على شكل أملاح غير عضوية من النشادر والأزوتات تضاف إلى التربة على شكل أملاح سمادية ، أو تنتج من تحلل المواد العضوية التى تضاف للتربة على صورة أسمدة عضوية كالسماد البلدى وزرق الطيور والدم المجفف وغيرها مما يتحلل فى التربة بواسطة أنواع خاصة من البكتريا والفطر إلى مركبات أزوتية بسيطة يمتصها النبات كالنشادر والأزوتات .

وقد يتبادر الى الذهن أن اضافة الأملاح النشادرية الى التربة كمصدر للأزوت

للنبات يفضل إضافة أملاح الأزوتات نظراً لأن الأزوت فى الأحماض الأمينية يوجد على حالة — ن يد$_{٢}$ ، والواقع أن الأمر غير ذلك دائماً فقد أثبتت التجارب أن الأزوتات لا تقل فائدة فى استعمالها عن الأملاح النشادرية ـ بل ان النبات يفضل الأزوتات خصوصاً فى فترة الازهار . ويعتقد علام والهنيدى (١٩٤٩) أن أملاح النشادر إذا أضيفت إلى التربة فإنها سرعان ما تتأكسد إلى أملاح الأزوتات بفعل بعض أنواع البكتريا .

وتمتص النباتات الأملاح الأزوتية غير العضوية التى توجد فى التربة مهما كان تركيزها ضئيلا بسرعة كبيرة وتتراكم هذه الأملاح الممتصة فى خلاياها حتى تصل إلى تركيزات عالية بالنسبة لتركيزها فى التربة .

وللتهوية أثر كبير فى معدل امتصاص أيونات الأزوت والنشادر بواسطة جذور النباتات . ففى إحدى التجارب امتصت النباتات المنزرعة فى مزرعة جيدة التهوية ٦٠ ٪ من أيونات ن يد$_{٤}$ ؟ ن ا$_{٣}$ أكثر من نظيرتها غير المهواة .

ولاستعمال الأملاح الغذائية الأزوتية أثر كبير على درجة حموضة التربة . فإذا استعملت أزوتات الصوديوم مثلا فى التسميد فإن النباتات تمتص أيون الأزوتات ن ا$_{٣}$ وتترك كميات كبيرة من أيون الصوديوم فى التربة (لأن الصوديوم ليس من العناصر التى يستعملها النبات بكميات كبيرة) ونتيجة تراكم أيونات الصوديوم ، وبتكرار استعمالها فى سنوات متعاقبة يزداد تركيز أيون الصوديوم فى الأرض مما يؤدى إلى قلويتها وتلف خواصها الطبيعية والكيماوية والحيوية . وليس الأمر قاصراً على تلف هذه الخواص فقط بل ان كثيراً من العناصر الضرورية تصبح فى حالة غير ذائبة وغير ميسورة للنباتات مثل الفوسفات والحديد . ولا يخفى ما لهذه العناصر من قيمة فى تغذية النبات (راجع تغذية النبات) وحيث أن التربة المصرية تقاسى من القلوية (pH ٨ أو أكثر فى بعض الحالات) فإنه لا ينصح بتاتاً باستخدام هذا الملح السمادى فى تسميد أراضينا .

أما عند استعمال كبريتات النشادر (ن يد$_{٤}$)$_{٢}$ كب ا$_{٤}$ فإن النباتات تمتص أيون

النشادر بمعدل أكبر من امتصاصها لأيون الكبريتات الذى يتخلف أكثره فى التربة . ونظراً لأن هذا الأيون حامضى التأثير فإنه يفضل استعماله فى أراضينا المصرية ذات القلوية العالية ليعادل جزءاً من قلويتها وتتحسن خواصها العامة وتصبح المركبات الغذائية غير الذائبة بحالة ذائبة وميسورة للنبات .

وإذا استعملت أزوتات النشادر فى التسميد (ن يد$_4$) ن ا$_3$ فإن النباتات تمتص كاتيونات وأنيونات هذا الملح بدرجة واحدة لأن كلا منهما مصدر أزوتى للنبات فلا يبقى منه شىء يؤثر على خواص التربة العامة .

وعند استعمال أزوتات الجير فإن جذور النباتات تمتص أيون الأزوتات بمعدل أكبر من أيون الكالسيوم . ولو أن أيون الكالسيوم قلوى التأثير ، إلا أنه يحسن من صفات الأرض الطبيعية لأنه يسبب تجمع جزيئات التربة فيسهل تبادل الغازات وحركة المياه وتصبح حسنة التهوية والصرف .

مراحل عملية بناء المواد الأزوتية فى النبات :

تمتص النباتات المركبات الأزوتية من التربة وتبنى منها المواد الأزوتية فى خلاياها بمساعدة المركبات الكربوايدراتية الناتجة من عملية التمثيل الضوئى أو مشتقاتها . وتحدث عملية البناء على مراحل متتالية نلخصها فى الخطوات الآتية :

(١) اختزال النترات :

تدل نتائج الأبحاث التى عملت فى هذا الموضوع أن النترات الممتصة تسلك فى النبات عكس مسلك عملية التأزت التى تحدث فى التربة وبمعنى آخر فإنها تختزل إلى أزوتيت ثم إلى أملاح النشادر قبل أن تتحد مع الأحماض العضوية لتكون الأحماض الأمينية :

ن ا$_3$ ← ن ا$_2$ ← ن يد$_2$ ← ن يد$_3$

وقد أثبتت نتائج التجارب التى قام بها كثير من العلماء على أن القمم النامية

لنبات الأسبرجس لها القدرة على تمثيل الأزوتات وإن كانت هذه الأزوتات لا تصل إليها بحالتها غير المختزلة ، لأن اختزالها يتم فى جذيراتها وقبل أن تصل إلى أعضاء النبات . ولكن فى درجة حرارة ١٠° أمكن الكشف عن وجود الأزوتات إلى مسافات بعيدة فى النبات وذلك لأن هذه الدرجة المنخفضة من الحرارة تبطىء من عملية اختزال الأزوتات فتنتقل بحالتها فى أجزاء النبات المختلفة .

وتحتاج عملية اختزال النترات إلى الطاقة فى كل خطوة من خطواتها . وقد كان من المعتقد أن عملية بناء المواد الأزوتية لا يحدث إلا فى الضوء لأنه لوحظ سرعة اختفاء الأزوتات فى النباتات المعرضة للضوء بالنسبة للنباتات المحفوظة فى الظلام وأن الطاقة الضوئية تستعمل فى عملية الاختزال . إلا أن الأبحاث الحديثة تدل على أن عملية الاختزال تحدث فى الضوء أو الظلام على حد سواء بشرط توفر المادة الكربوايدراتية فى أنسجة النبات . ففى إحدى التجارب لوحظ انخفاض المحتوى الكربوايدراتى للنباتات أثناء عملية بناء المواد الأزوتية فى الضوء أو فى الظلام فدل ذلك على أن الضوء ليس ضرورياً لإتمام العملية وإنما يكون تأثيره غير مباشر لأنه يعمل على توفير المادة الكربوايدراتية لإتمام هذه العملية . وفى تجربة أخرى حفظت بعض النباتات فى الظلام وغذيت بمحاليل سكرية إلى جانب غذائها الأزوتى فزاد محتواها البروتينى .

وقد أوضح Hamner (١٩٢٦) أن عملية اختزال النترات فى نباتات الطماطم والقمح فى الظلام كانت مصحوبة بزيادة فى معدل التنفس وأن هذه الزيادة فى معدل التنفس لم تحدث مع امتصاص النترات بل مع اختزالها ومع عملية بناء الأحماض الأمينية ، وأن الطاقة التى لزمت هذه العمليات استمدها النبات من الطاقة الناتجة من عملية التنفس . وقد قدر أن ٣٠ ٪ من طاقة التنفس تكفى لعملية الاختزال وأن الكمية الباقية من الطاقة تستغل فى عمليات البناء الأخرى . وقد شبه Meyerhof الطاقة المستخدمة فى اختزال النترات فى أنسجة النبات والمتولدة من عملية التنفس (حرق المواد الكربوايدراتية) بتفاعل مسحوق البارود عند اشعاله ، لأن الكربون

فى هذا التفاعل يتأكسد على حساب اختزال النترات . وبناء على هـذا التشبيه فإن النترات لا يمكن أن تمثل فى جسم النبات إلا إذا وجدت كمية كافية من الـكربوايدرات. فإذا منعت المادة الـكربوايدراتية فإن النترات تتراكم فى أنسجة النبات .

(٣) تـكوين الأحماض الأمينية :

يتـكون الحامض الامينى من اتحاد النشادر الناتج من عملية اختزال النترات مع بعض مشتقات نواتج عملية التمثل الضوئى . وأبسط الاحماض الامينية المعروفة هو حامض الجلايسين Glycine وينتج من استبدال ذرة من الايدروجين فى مجموعة الميثايل (ك يد٣) لحامض الخليك بمجموعة أمين (ن يد٢)

ويوجد حامض الخليك فى الخلايا نتيجة لعمليات التحول الغذائى ويكون الهيكل الـكربونى لهذا الحامض الامينى أى أنه لا بد لـكل حامض أمينى من حامض عضوى يتحد مع مجموعة أمينية ليتـكون هذا الحامض الامينى . فمثلا يتـكون حامض الاسبرتيك Aspartic acid من اتحاد حامض الفيوماريك Fumaric acid مع ن يد٣

ك يد . ك ا ا يد ‖ ك يد . ك ا ا يد + ن يد٣ ⇄ ك يد . ن يد٢ . ك ا ا يد | ك يد٢ . ك ا ا يد

ويساعد هذا التفاعل أنزيم الاسبرتيز Aspartase . وقد سبق ذكر الانزيمات المسماة بالانزيمات ناقلة مجموعة الأمين التى تساعد على تـكوين بعض الاحماض الامينية الهامة فى خلايا النبات والحيوان .

هذا وقد دلت نتائج الأبحاث على وجود مادة الاسباراجين (وهى أميد الاسبرتيك) فى خلايا النبات وذلك فى حالة وجود النشادر بكثرة مع قلة المواد الـكربوايدراتية. والمعادلة الآتية تبين تحول الاسباراجين إلى حامض الاسبرتيك والعكس بواسطة أنزيم الاسباراجينيز Asparaginase .

ك يد . ن يد$_2$. ك ا ا يد   ك يد . ن يد$_2$. ك ا ا يد
| + ن يد$_3$ $\rightleftharpoons$ | + يد$_2$ ا
ك يد$_2$. ك ا ا يد   ك يد$_2$ ك ا . ن يد$_2$

(حامض الاسبرتيك)   (اسباراجين)

وقد وضعت نظريتان لتفسير وجود الاسباراجين فى أنسجة النباتات :

النظرية الأولى : وهى تفترض أن الاسباراجين ينتج من انحلال البروتين ويظن أنه المادة الازوتية القابلة للانتقال فى خلايا النباتات نظراً لقابليته للذوبان ، وأنه ينقل إلى مناطق النشاط المرستيمى حيث يتحد مع المواد الكربوايدراتية (كالجلوكوز) ليبنى أنواعاً أخرى من البروتينات اللازمة للنمو .

والنظرية الثانية : وهى تفترض أن الاسباراجين لا ينتج نتيجة لانحلال البروتين بل انه ينتج نتيجة لانحلال الأحماض الامينية إلى الحامض العضوى ومجموعة النشادر فيتحد حامض أمينى آخر بالنشادر المنفردة مكوناً الاميد . وهنا يلعب الاميد دوراً هاماً وهو الاتحاد مع النشادر فلا يترك بحالة حرة تضر بحيوية الخلايا .

(٣) تكوين البروتينات :

إذا عوملت الاحماض الامينية بحامض الازوتوز فإن الازوت الداخل فى تركيب الحامض الأمينى ينفرد (ويستعمل هذا التفاعل فى تقدير كمية الاحماض الامينية الحرة فى الانسجة النباتية والحيوانية) . أما إذا عومل البروتين هـذه المعاملة فإن كمية الأزوت المنفرد تكون قليلة جداً مما دعى Emil Fischer إلى الاعتقاد بأن الاحماض الأمينية التى تكوّن الجزىء البروتينى لا بد أن تكون مرتبطة ببعضها . فترتبط المجموعة الامينية فى أحد الاحماض بالمجموعة الكربوكسيلية فى الحامض الأمينى الآخر . وعلى ذلك يخرج جزىء من الماء نتيجة لاتحاد جزيئين من الاحماض الامينية برابطة ببتيدية (ن يد ـــ ك ا) . ويسمى المركب الناتج من اتحاد حامضين أمينيين « ثنائى الببتيد » Dipeptide كما يحدث عند تكاثف جزيئين من الحامض الامينى « الجلايسين » .

ك يد٢ . ن يد٢ . ك ا ا يد + ك يد٢ . ن يد٢ . ك ا ا يد ←

ك يد٢ . ك ا . ن يد . ك يد٢ . ك ا ا يد + يد٢ ا

|

ن يد٢

(جلايسين) + (جلايسين) ← (ثنائى الببتيد) + (ماء)

فإذا اتحدت ثلاثة أحماض أمينية بنفس الطريقة (لأن هـذا المركب ثنائى الببتيد لا يزال يحتوى على مجموعة أمينية وأخرى كربوكسيلية) برابطة ببتيدية أخرى تكوّن مركب جديد هو ثلاثى الببتيد Tripeptide وهكذا يمكن للأحماض الأمينية أن تتكاثف مع بعضها مكونة عديد الببتيد Polypeptide وقد تمكن « فيشر » من تحضير مركب عديد الببتيد مكون من ١٨ حامض أمينى . وعندما عامل هذا المركب بالأنزيمات البروتيوليتية انحل إلى مكوناته من الأحماض الأمينية .

وكان الاعتقاد السائد الى عهد قريب أن الأحماض الأمينية تتشابك مع بعضها فى شكل سلسلة لتكون جزىء البروتين ، إلا أن الآراء الحديثة لا تميل إلى الأخذ بأن هذا هو الوضع الوحيد لترتيب الأحماض الأمينية فى جزىء البروتين ، بل ترى أن التركيب الحلقى أيضاً هو أحد الأنظمة التى تتحد بها جزيئات الأحماض الأمينية فى جزىء البروتين .

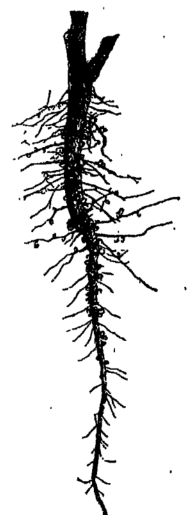
ومنذ عام (١٨٨٨) أثبت Schimper أن المحتوى البروتينى للأوراق يزيد أثناء النهار ويتناقص ليلا مع زيادة فى محتوى الأوراق من الأزوتات ، وقد عللت هذه الظاهرة بأن البروتين دائم الانحلال فى الليل والنهار ولكن ذلك الانحلال لا يظهر فى النهار لأن معدل البناء البروتينى فى النهار يكون أكبر من معدل انحلاله .

وفى عام (١٩٣٨) أوضح Pearsall & Billimoria أن الأوراق الحديثة التكوين هى الوحيدة التى لها القدرة على البناء البروتينى من المركبات الأزوتية الذائبة ويتضح من هذا الرأى أن الأوراق البالغة تفقد قدرتها على البناء البروتينى بينما ينحل جزئياً بروتين الأوراق المسنة .

ويبدو من كثير من الشواهد والأدلة على أن الرأى الأول (القديم) هو الأصح فقد تمكن سعيد (١٩٣٧) من جعل خلايا الجزر البالغة تبنى البروتين فى خلاياها بتهيئة جميع العوامل المؤدية للبناء البروتيني ، وهـذا مما لاشك فيه يرجح كفة الرأى القديم .

تثبيت الأزوت الجوى :

تحتوى التربة على كثير من أنواع البكتريا يقوم بعضها بتثبيت الأزوت الجوى، فى صورة مركبات أزوتية عضوية تستعملها النباتات فى بناء مركباتها الأزوتية . وقد عرف منذ القدم أن هناك نوع خاص من البكتريا يسمى بكتريا العقد الجذرية Nodule bacteria (*Bacillus radicicola*) تعيش فى التربة وفى جذور النباتات البقولية معيشة تكافلية فتستمد البكتريا من النبات البقولى ما يلزمها من الماء والأملاح والمواد الكربوايدراتية وتمدها فى مقابل ذلك بالمركبات الأزوتية التى يمكنها أن تحصل عليها من الأزوت الجوى (شكل ٣٦) .



(شكل ٣٦)
جذر نبات بقولى تعيش عليه بكتريا العقد الجذرية

وقد عرف الزراع منذ القدم أن زراعة محصول من محاصيل الحبوب بعد محصول بقولى يزيد كثيراً فى غلة الأول . وقد أصبح من المعروف الآن أن البكتريا علاوة على ما تمد به النبات البقولى أثناء حياته من المركبات الأزوتية فإنها تفرز فى التربة مقادير كبيرة منها تفيد المحاصيل التالية .

وعلاوة على ذلك فإن التربة تحتوى على أنواع أخرى من البكتريا الرمية التى تقوم بتثبيت الازوت الجوى بمعزل عن النباتات

المزرعة . وقد عرف أخيراً أن هناك أنواع من الفطريات والطحالب تشارك أيضا فى تثبيت الأزوت . وأهم أنواع البكتريا الرمية ما يأتى :

١ — بكتريا كلوستريديوم باستوريانم *Clostridium pasteurianum* وهى بكتريا غير هوائية تثبت الأزوت الجوى بمعزل عن الاكسيجين وتكثر فى الأراضى سيئة التهوية .

ويظن أن طريقة عمل هذه البكتريا أنها تقوم بامتصاص الأزوت الجوى وتعمل على تحليل المواد الكربوايدراتية الموجودة فى التربة من المتخلفات العضوية إلى الأحماض العضوية ، ثم تقوم بتركيب الازوت الجوى مع الايدروجين مكونة النشادر وتعمل على اتحاده بالاحماض العضوية فتنتج الاحماض الامينية والمركبات الازوتية التى يمتصها النبات ويركبها فى جسمه مركبات أزوتية .

أما إذا توفر الاكسيجين فى التربة فإن هذه البكتريا تقف عن العمل إلا إذا شاركها نوع آخر من البكتريا الهوائية التى تستعمل الأكسيجين وبذا توفر الظروف للبكتريا غير الهوائية فتقوم بتثبيت الأزوت الجوى . وهذه البكتريا الهوائية هى :

٢ — بكتريا الأزوتوباكتر Azotobacter وهى بكتريا هوائية ، تقوم بتثبيت الأزوت الجوى فى وجود الأكسيجين وتحصل على قدر كبير من الطاقة نتيجة لأكسدتها المركبات الكربوايدراتية أكسدة هوائية . وعلى ذلك فإن لهذا النوع من البكتريا القدرة على تثبيت كمية أكبر بكثير من الأزوت الجوى عن البكتريا السابقة .

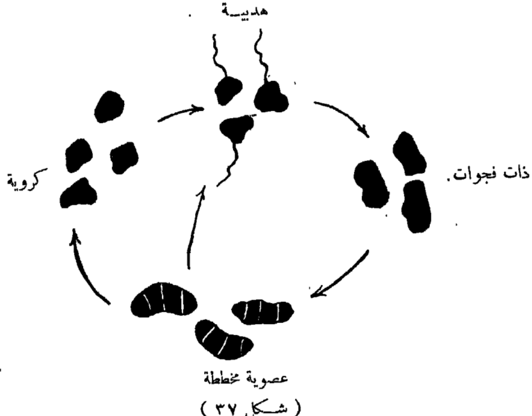
البكتريا العقدية والنباتات البقولية :

أوضح Thornton (١٩٣٣) عند دراسته علاقة البكتريا العقدية بعائلها البقولى أن إصابة البكتريا لجذور العائل تزداد زيادة واضحة عند بدء تكوين الأوراق الحقيقية للنبات . فى هذه الفترة من حياة العائل تفرز الشعيرات الجذرية مادة يظهر أنها تسبب تكاثر البكتريا فى التربة ، وتفرز البكتريا بدورها مادة تسبب نمو الشعيرة الجذرية والتوائها فتدخل البكتريا الشعيرة من منطقة الالتواء لأنها أضعف

نقطة فى الشعيرة . وعند إضافة النترات الى التربة فإنها توقف عمل إفراز البكتريا فلا تلتوى الشعيرة ولا تتمكن البكتريا من دخولها . ويمكن إرجاع الحالة الى ماكانت عليه إذا أضيف قليلا من السكر . ويظهر أن نسبة الكربون إلى الأزوت تؤثر فى عملية تثبيت الأزوت .

ولبعض العناصر تأثير كبير على تكاثر البكتريا وتكوين العقد الجذرية . فمثلا عند غياب عنصر البورون ينخفض معدل تكوين العقد انخفاضاً كبيراً وتعجز البكتريا عن تثبيت الأزوت بالقدر المعتاد . ويظهر أن للكبريت نفس تأثير البورون

وعندما تدخل البكتريا من الشعيرة الجذرية فإنها تأخذ طريقها إلى الداخل فى خلايا القشرة حيث تتكاثر فى آخر طبقاتها من الداخل ، وفى هذه الأثناء تفرز مادة هرمونية تعرف بالهتيرو أوكسين Hetero - auxin فتسبب تضخم الخلايا المصابة وتنتشر هذه المادة إلى خلايا البريسيكل المجاورة لخلايا القشرة فتتنبه الخلايا وتبدأ الجذور الثانوية فى التكوين . ونظراً لأن تركيز هذه المادة الهرمونية يكون كبيراً ،



(شكل ٣٧)
دورة حياة بكتريا العقد الجذرية

فإنه يوقف ويعطل نمو الجذر الثانوى وبدلا من ذلك تنمو خلاياه وتنقسم مكونة كتلة غير منتظمةمن الخلايا البرانشيمية هىالعقدة الجذرية وما هى فى الواقع إلا جذراً ثانوياً وقف نموه وتكوينه .

وأثناء إصابة البكتريا لجذر النبات البقولى فإنها تمر فى دورة حياة خاصة . فقد أوضح Hutchinson (١٩٢٠) أن البكتريا تكون فى أول الأمر ذات شكل كروى غير متحرك فى هذا الطور من أطوار حياتها ثم تتضخم فىالحجم وتتكون لها أهداب عند اختراقها للتعيرة الجذرية ثم تفقد أهدابها وتأخذ الشكل العصوى وتتكون بها الفجوات عندما تصل إلى منطقة القشرة ، وأخيراً تصبح مخططة عندما تتكون العقدة البكتيرية (شكل ٣٧) .

ثالثاً : بناء المواد الدهنية Fat synthesis

تتكون الدهون والزيوت الغذاء المدخر فى كثير من البذور والثمار كبذور القطن والكتان والخروع والسمسم والفول السودانى وثمار اللوز والبندق والزيتون وجوز الهند . وهى من الوجهة الكيماوية تتكون من تكاثف أحد الكحولات العالية (الجلسرين) مع ثلاثة من الأحماض الدهنية لتكون استرات الأحماض المقابلة .

ك يد٢ ا يد . يد ا ا ك . ر١   ك يد٢ . ا ا ك . ر١
| |
ك يد ا يد + يد ا ا ك . ر٢   ←   ك يد . ا ا ك . ر٢ + ٣ يد٢ ا
| |
ك يد٢ ا يد . يد ا ا ك . ر٣   ك يد٢ . ا ا ك . ر٣

جلسرين + أحماض دهنية ← (استر) زيت أو دهن + ماء

وقد تكون ر١ ، ر٢ ، ر٣ كلها من نوع واحد أو من أنواع مختلفة .

ومعظم المركبات الدهنية التى توجد فى النباتات من نوع الزيوت السائلة .والفرق فى التركيب الكيماوى بين الدهون والزيوت يتوقف على درجة تشبعها والأوزان الجزيئية للأحماض الدهنية الداخلة فى تركيبها . فتحتوى الزيوت على نسبة عالية من

الأحماض الدهنية غير المشبعة ذات الأوزان الجزيئية العالية بينما تحتوى الدهون على نسبة عالية من الأحماض الدهنية المشبعة ذات الأوزان الجزئية المنخفضة نسبيا .

وللأحماض الدهنية المشبعة الرمز الكيماوى العام($ك_{ن} يد_{٢ن + ١}$ ك ا ا يد) فمثلا

الرمز الكيماوى لحامض اللوريك $ك_{١١} يد_{٢٣}$. ك ا ا يد

« الرمز الكيماوى لحامض البالمتيك $ك_{١٥} يد_{٣١}$. ك ا ا يد

« الرمز الكيماوى لحامض الاستياريك $ك_{١٧} يد_{٣٥}$. ك ا ا يد

أما الأحماض الدهنية غير المشبعة فإنها تحتوى على رابطة واحدة أو رابطتين أو ثلاثة روابط وهى لذلك تنقسم إلى ثلاثة أقسام :

١ — أحماض دهنية رمزها العام ($ك_{ن} يد_{٢ن — ١}$ ك ا ا يد) ومن أمثلتها حامض الأوليبك ورمزه الكيماوى $ك_{١٧} يد_{٣٣}$. ك ا ا يد

٢ — أحماض دهنية رمزها (العام $ك_{ن} يد_{٢ن — ٣}$ ك ا ا يد) ومن أمثلتها حامض اللينوليك ورمزه الكيماوى $ك_{١٧} يد_{٣١}$. ك ا ا يد

٣ — أحماض دهنية رمزها (العام $ك_{ن} يد_{٢ن — ٥}$ ك ا ا يد) ومن أمثلتها حامض اللينوليك ورمزه الكيماوى $ك_{١٧} يد_{٢٩}$. ك ا ا يد

ويندر أن توجد هذه الزيوت أو الدهون فى النباتات بصورة نقية بل إنها توجد غالباً بحالة مختلطة ويتوقف قوامها العام على نسبة الدهن أو الزيت فيها .

والزيوت والدهون مواد غير قابلة للذوبان فى الماء ، وهى قليلة الذوبان فى الكحول ولكنها تذوب تماما فى الأثير والكلوروفورم ، ويستعمل الأول فى استخلاصها وتقديرها فى النبات .

وتتحلل الزيوت والدهون بواسطة أنزيم اللايبيز Lipase والأحماض المعدنية . ونظراً لأن الزيوت مواد غير مشبعة فإنها تتحد باليود بواسطة روابطها غير المشبعة ويستعمل ما يسمى بالرقم اليودى Iodine number فى تقدير درجة تشبعها يعرف بكمية اليود بالجرام التى تمتصها ١٠٠ جم من الزيت . كما أن لها القدرة على

امتصاص الأكسيجين بواسطة روابطها غير المشبعة وتتصلب وتجف . وكلما زادت درجة عدم تشبع الزيت زادت سرعته فى الجفاف لذلك يستعمل زيت الكتان (وهو من أقل الزيوت المعروفة تشبعاً) فى عمل البويات والورنيشات بينما تستعمل الزيوت الأكثر تشبعاً فى الأغراض الغذائية كزيت الزيتون وزيت بذرة القطن وزيت السمسم وزيت الفول السودانى .

وهناك مواد شبه دهنية تدخل فى تركيب الخلايا النباتية ولكنها لا تكوّن غذاءاً مدخراً وتعرف هذه المواد بالليبويدات Lipoids ومن أمثلتها الليسيثين Licithin وهى تشابه فى تركيبها الزيوت والدهون إلا أنها تختلف عنها فى أنها تحتوى على حامضين دهنيين فقط متصلين بمجموعتى الايدروكسيل لجزىء الجلسرين ، أما مجموعة الايدوركسيل الثالثة فإنها تكون متكاثفة مع حامض الفوسفوريك . وعلى ذلك فإن أنزيم اللايبيز لا يكفى وحده لتحليل الليبويدات إذ يلزم ايضاً أنزيم الفوسفاتيز ليفصل حامض الفوسفوريك من الجلسرين . وتذوب الليبويدات فى جميع المذيبات العضوية التى تذيب الدهون والزيوت إلا الاسيتون الذى يستعمل لفصلها من الدهون والزيوت عند تقديرها .

وتدخل الليبويدات فى تركيب الجدار البروتوبلازمى للخلية النباتية وتنظم نفاذية الخلية .

علاقة المواد الدهنية بالمواد الكربوايدراتية :

تدل الأبحاث التى أجريت على أن المواد الدهنية تبنى فى الأماكن التى توجد بها فى البذور أو الثمار ولا تنتقل فى جسم النبات كما هو الحال فى الكربوايدرات . وجميع الأبحاث التى عملت فى هذا الصدد لم تتعرض إلى طريقة صنعها بل تعرضت فقط إلى المواد التى تصنع منها .

ففى عام (١٨٩٦ — ١٨٩٧) أجرى Du Sablon جملة تحاليل لثمرة اللوز فى مراحل نموها المختلفة وأثبت أنه أثناء نضج الثمرة يزداد محتواها من المواد الدهنية وينقص محتواها الكربوايدراتى . والجدول التالى يبين نتائج هذه التحاليل .

التاريخ	الدهن ٪	السكروز ٪	الجلوكوز ٪	النشاء ٪
٩ يونيو	٢	٦,٧	٦,٠	٢١,٦
٤ يوليو	١٠	٤,٩	٤,٢	١٤,١
١ أغسطس	٣٧	٢,٨	٠,٠	٦,٢
١ سبتمبر	٤٤	٢,٦	٠,٠	٥,٤
٤ أكتوبر	٤٦	٢,٥	٠,٠	٥,٣

وقد حصل Valée (١٩٠٣) و Lavanov (١٩١٢) على نتائج مشابهة .

وعلى ذلك فهناك أدلة كافية على أن المواد الكربوايدراتية هى أسلاف أو أصول المواد الدهنية فى النبات .

وهناك دليل آخر يؤيد هذه النظرية وهو أنه عند إنبات البذور الدهنية فإن نسبة المواد الدهنية فيها تأخذ فى النقص بينما تزداد نسبة المواد الكربوايدراتية . فمثلا عند إنبات بذور عباد الشمس التى تحتوى قبل الإنبات على ٥٥,٣٪ دهنا وعلى ٣,٨٪ سكراً فإن محتواها من المواد الدهنية ينخفض إلى ٢١,٨٪ ويزداد محتواها محتواها السكرى إلى ١٣,١٪ ويستعمل النبات هذه السكريات الناتجة فى بناء هيكله السليولوزى ، وبحرقة مع بعض الدهن تنتج الطاقة اللازمة فى عمليات التحول الغذائى والنمو .

وتمتاز المواد الدهنية التى يدخرها النبات عن المواد الغذائية الأخرى المدخرة بأنها سائلة فهى بذلك تملأ الفراغات الداخلية فى الخلايا فلا تبقى فراغات بدون فائدة وهى علاوة على ذلك تنتج عند حرقها كمية كبيرة من الطاقة إذا قورنت بالمواد الأخرى الكربوايدراتية أو الأزوتية وذلك لأنها فقيرة فى محتواها الاكسيجينى . فمثلا ينتج من حرق جرام واحد من الدهن ٩,٣ سعراً . أما جرام البروتين فيعطى عند حرقه ٥,٧ سعراً ويعطى جرام المادة الكربوايدراتية ٤,١ سعراً .

وحيث أن نسبة الأكسجين إلى الكربون فى المواد الدهنية أقل منها فى المواد الكربوايدراتية فإن تحول الكربوايدرات إلى دهون يكون مصحوباً بانتاج الأكسجين الذى يستعمله النبات فى عملية التنفس ، فينخفض معدل ما يمتصه النبات من الأكسجين الجوى، وعلى ذلك فإنه ينتظر أن يكون معامل التنفس ($\frac{\text{ك ا}_{٢}}{\text{ا}_{٢}}$) أكثر من الوحدة وهذا ما لاحظه Gerber (١٨٩٧) عندما عين معامل التنفس لثمار الزيتون وبذور زيت الخروع أثناء نضجها .

الفصل الثانى

الهـــدم Katabolism

الهدم هو القسم الثانى من عمليات التحول الغذائى وفيه – كما هو واضح من تسميته – تهدم بعض المواد التى سبق بناؤها فى النبات .

وقد رأينا فى عمليات البناء المختلفة التى تحدث فى النبات، أن النبات يبنى هذه المواد من مواد خام بسيطة . فهى مثلا فى الكربوايدرات عبارة عن ثانى أكسيد الكربون والماء . وفى البروتينات، الأملاح الأزوتية بعد اختزالها ثم اتحادها مع أحد الهياكل الكربونية الناتجة من تحول بعض المركبات الكربوايدراتية أثناء عمليات التحول الغذائى (الأحماض العضوية) . وقد رأينا أيضاً أن بناء هذه المواد المختلفة لا يمكن أن يحدث بدون الطاقة ، وأن هذه الطاقة – مهما كان مصدرها – تختزن فى جزيئات المواد التى بنيت . وعلى ذلك فإنه عند الهدم تنحل هذه المركبات إلى مركبات وسطية أو إلى نواتجها الأولية حسب طريقة الهدم والغرض منها . فإذا كان الهدم كلياً فإنك تحصل على المواد الخام الأصلية التى استعملت فى البناء . وهذا بديهى لأنك إذا هدمت شيئاً فإنك لا تحصل إلا على ما استعمل فى بناء هذا الشىء . فمثلا عند هدم جزىء

سكر الجلوكوز هدما تاما فإن حاصل الهدم يكون ثانى اكسيد الكربون والماء والطاقة التى استعملت وادخرت فى البناء :

$$\text{ك}_{٦}\text{يد}_{١٢}\text{أ}_{٦} + ٦\,\text{أ}_{٢} \xrightarrow{\text{هدم}} ٦\,\text{ك أ}_{٢} + ٦\,\text{يد}_{٢}\text{أ} + \text{طاقة}$$

وظاهر من هذه المعادلة أنها عكس معادلة البناء السابق ذكرها فى عملية البناء الضوئى . ولا يلجأ النبات إلى الهدم لمجرد الهدم ، ولكن للاستفادة من نواتجه . فمثلا تستخدم الطاقة الناتجة فى بعض التفاعلات الكيماوية التى تحدث داخل الخلية. ويستخدم جانب آخر من الطاقة فى الحركة . فالبكتريا مثلا يلزمها لكى تتحرك أن تبذل الطاقة ويلزم للنبات لكى يدفع بجذره إلى أسفل بين حبيبات التربة التى تقاومه أن يبذل الطاقة، كما أنه يبذلها لكى يخرج فلقاته من تحت سطح الأرض ليخرج من بين ثناياها الريشة وهكذا .

أما أهم نواحى بذل الطاقة فهو استخدامها ثانية فى البناء ،وكما رأينا فى بناء المواد الأزوتية أن الطاقة التى يستخدمها النبات فى هذا السبيل إنما يحصل عليها من هدم بعض المواد الكربوايدراتية أو مشتقاتها وكذلك الحال فى بناء المواد الدهنية ، إذ أن هاتان العمليتان لا تستعمل فيهما الطاقة الشمسية بصفة مباشرة . ويعتبر التنفس فى النباتات مثلا واضحا من أمثلة الهدم .

التنفس Respiration

التنفس عملية تحدث فى الخلايا الحية للنبات أو الحيوان على السواء . وفى كلتا الحالتين يحصل الكائن الحى على الأكسجين الجوى ويؤكسد به بعض المواد الغذائية المدخرة فى جسمه ، فتنحل هذه المواد الغذائية الى مكوناتها الأصلية أو إلى مركبات وسطية وتنطلق الطاقة . لذلك فإن التنفس يصحبه نقص فى الوزن الجاف .

والواقع أن عملية التنفس هى عملية احتراق أو اكسدة بطيئة. فإنك إذا أحرقت قطعة من السكر أو السليولوز (وهما مادتان كربوايدراتيتان) فإنك تستعمل

الأكسجين الجوى فى أكسدتهما أو احراقهما وتنطلق الطاقة ويصحب ذلك تحلل المادة إلى مكوناتها الأصلية وهى ثانى اكسيد الكربون والماء .

وترجع معلوماتنا عن التنفس إلى عام (١٧٧٧) عندما أوضح Scheele أن البذور النابتة تمتص الأكسجين وتطلق ك ا$_{٢}$ كما أثبت Ingen - Housz أن النباتات تخرج ثانى أكسيد الكربون فى الظلام .

ويعتبر De Saussure (١٧٩٧) أول من درس التنفس دراسة كمية وأثبت أن حجم ك ا$_{٢}$ المنطلق من عملية التنفس يساوى حجم ا$_{٢}$ الممتص . كما أظهر أن الانبات والنمو يتوقفان على درجة امداد النبات بغاز الأكسجين . وفى عام (١٨٢٢) أوضح أن درجة حرارة الأزهار ترتفع عندما تمتص الأكسجين لتنفسها .

لم يتقدم البحث فى موضوع التنفس بعد هذا التاريخ لمدة ٤٠ سنة نتيجة للخلط بين موضوعى التنفس والتمثيل ، إلى أن أوضح Sachs (١٨٦٥) أن عملية التنفس تحدث ليلا ونهاراً فى كل الخلايا الحية وأنها تختلف اختلافا تاما عن عملية التمثيل التى لا تحدث إلا فى الخلايا الحية الخضراء وفى ضوء الشمس .

أنواع التنفس :

هنالك ثلاثة أنواع من التنفس تحدث فى خلايا النباتات الحية وهى :

١ ـ التنفس الهوائى   ٢ ـ التنفس اللاهوائى   ٣ ـ التنفس الخاص بالبكتريا

أولا : التنفس الهوائى Aerobic respiration

وهو أكثر أنواع التنفس شيوعا وفيه ينطلق قدر كبير من الطاقة نتيجة لأكسدة بعض المواد العضوية كالكربوايدرات والدهون والبروتينات بواسطة أكسجين الهواء الجوى .

فعندما تتأكسد المادة الكربوايدراتية أكسدة تامة ، كأن يتأكسد سكر الجلوكوز مثلا ، فإن التفاعل تصوره المعادلة :

ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ + ٦ ا$_{٢}$ ← ٦ ك ا$_{٢}$ + ٦ يد$_{٢}$ ا + طاقة (٦٧٤٠٠٠ سعراً)

والمعادلة الآتية تبين أكسدة دهن الترايولين :

ك$_{٥٧}$ يد$_{١٠٤}$ ا$_{٦}$ + ٨٠ ا$_{٢}$ ← ٥٧ ك ا$_{٢}$ + ٥٢ يد$_{٢}$ ا + طاقة (٩٥٠٠٠٠ سعراً)
(دهن الترايولين)

وهناك أدلة كافية على أن البروتين يستعمل فى تنفس النباتات الراقية عند نقص المواد الكربوايدراتية والدهنية بها .

ولقد ثبت أن فطر الاسبرجلس نيجر *Aspergillus niger* يمكنه أن يستعمل فى تنفسه البيتون والأحماض العضوية مثل حامض الطرطريك كما فى المعادلة الآتية :

ك يد ا يد . ك ا ا يد
٢ | + ٥ ا$_{٢}$ ← ٨ ك ا$_{٢}$ + ٦ يد$_{٢}$ ا + طاقة
ك يد ا يد . ك ا ا يد
(حامض الطرطريك)

وهناك نوع آخر من التنفس الهوائى يحدث فى النباتات العصارية خصوصاً عندما يحدث التنفس فى الظلام . فإن المادة الكربوايدراتية لا تتأكسد أكسدة تامة نتيجة لعدم سهولة تبادل الغازات فى أنسجتها المتشحمة . وتؤدى الأكسدة الغير تامة إلى تكون الأحماض العضوية كحامض الماليك Malic acid والأكساليك Oxalic acid والمعادلة الآتية تبين أكسدة جزىء الجلوكوز أكسدة غير تامة إلى حامض الماليك .

ك يد ا يد — ك ا ا يد
٢ ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ + ٣ ا$_{٢}$ ← ٣ | + ٣ يد$_{٢}$ ا + طاقة (٣٨٦٠٠٠ سعراً)
ك يد$_{٢}$ — ك ا ا يد
(حامض الماليك)

فإذا طال مكث النباتات العصارية فى الظلام فإن انتاج الأحماض العضوية يأخذ فى القلة . وفى نفس الوقت يبدأ خروج ك ا$_{٢}$ بكميات متزيدة . أما عند تعريضها للضوء فإن الأحماض العضوية تتحلل إلى ثانى أكسيد الكربون الذى يستعمل بالتالى فى عملية التمثيل الضوئى .

وتشابه النباتات العصارية ، النباتات ذات الأوراق الملونة باللون الأحمر ، نتيجة لإحتوائها على صبغة الانثوسيانين . فإن أوراق هذه النباتات تمتص الأكسجين وتكون الأحماض العضوية بدرجة أكبر من مثيلاتها من الأوراق الخضراء لنفس النبات

ثانياً : التنفس اللاهوائى Anaerobic respiration

عندما تتنفس النباتات بمعزل عن الأكسجين أو فى جو من الأزوت ، فإن المادة الكربوايدراتية المستعملة فى التنفس (ولتكن الجلوكوز مثلا) لا تتأكسد إلى نواتجها المعروفة ، بل تسلك طريقاً آخر وينتهى الأمر بأن يتكون كحول الايثايل وثانى أكسيد الكربون وينطلق قدر ضئيل من الطاقة .

ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ ← ٢ ك$_{٢}$ يد$_{٥}$ ا يد + ٢ ك ا$_{٢}$ + طاقة (٥٠٠٠٠ سعرا)

ويشابه هذا النوع من التنفس ما يحدث فى عملية الاختمار الكحولى فى فطر الخميرة . والنباتات الراقية يمكنها مزاولة هذا النوع من التنفس لمدة قصيرة نسبياً ، وتختلف هذه المدة باختلاف نوع النبات ، ولا يمكنها أن تستمر فى مزاولته مدة طويلة لسببين :

الأول : لأن جميع التفاعلات البنائية لا تستمر فى غياب الأكسجين .

الثانى : لأن كحول الايثايل الناتج يؤثر فى البروتوبلازم الحى ويتلف نفاذيته (راجع النفاذية) .

وهناك أنواع خاصة من البكتريا يمكنها أن تعيش وتنشط فى ظروف غير هوائية أو فى تركيزات منخفضة من غاز الأكسيجين مثل بكتريا اللكتيك والبيوتريك Lactic and butyric وبكتريا عكس التأزت . فعندما تتنفس بكتريا حامض اللكتيك *Bacterium lactis acidi* فإنها تنتج حامض اللكتيك من سكر الجلوكوز وسكر الجلكتوز وتنتج الطاقة :

ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ ← ٢ ك يد$_{٣}$. ك يد ا يد . ك ا ا يد + طاقة

(حامض اللكتيك)

أما بكتريا *Bacillus butyricus* فإنها تنتج ثانى أكسيد الكربون والايدروجين والطاقة بجانب حامض البيوتريك .

ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$ ← ك يد$_{٣}$. ك يد$_{٢}$. ك يد$_{٢}$. ك ا ا يد + ٢ ك ا$_{٢}$ + ٢ يد$_{٢}$ + طاقة
(حامض البيوتريك)

أما فى بكتريا عكس التأزت *Bacillus dentrificans* فإن السكر يهدم إلى الكحول وثانى أكسيد الكربون وفى نفس الوقت تختزل البكتريا المواد الأزوتية فى بيئتها إلى النشادر أو الأزوت باستعمال الطاقة الناتجة من هدم السكر وينتج عن ذلك إنتاج الأكسجين الذى تؤكسد به المركبات الكربوايدراتية بالطريق العادى .

ثالثاً — التنفس الخاص بالبكتريا :

تزاول بعض أنواع من البكتريا نوعاً خاصاً من التنفس تستعمل فيها الأكسجين وتنفرد الطاقة . فمثلا تؤكسد بكتريا النيتروسوناس *Mitrosomonas* النشادر أو أملاحه إلى الأزوتيتات .

٢ ن يد$_{٣}$ + ٣ ا$_{٢}$ ← ٢ يد ن ا$_{٢}$ + ٢ يد$_{٢}$ ا + طاقة

وتقوم بكتريا الأزوتوباكتر *Azotobacter* التى تعيش فى نفس البيئة التى تعيش فيها البكتريا السابقة بأكسدة الأزوتيت إلى أزوتات .

٢ يد ن ا$_{٢}$ + ا$_{٢}$ ← ٢ يد ن ا$_{٣}$ + طاقة

وتستخدم البكتريا الطاقة الناتجة فى بناء المواد الكربوايدراتية فى أجسامها من ك ا$_{٢}$ و يد$_{٢}$ ا (راجع البناء الكيماوى) .

وتحصل بكتريا الايدروجين على الطاقة بأكسدة الايدروجين إلى الماء .

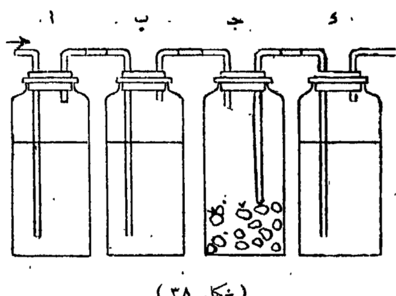
٢ يد$_{٢}$ + ا$_{٢}$ ← ٢ يد$_{٢}$ ا + طاقة

بعض الظواهر التى تحدث أثناء تنفس النباتات :

التنفس عملية لا تحدث إلا فى الخلايا الحية . ويصحب التنفس بعض الظواهر الهامة منها استهلاك الأكسجين (فى حالة التنفس الهوائى) وخروج ثانى أكسيد الكربون (فى كلا من نوعى التنفس) وإنتاج الكحول (فى حالة التنفس اللاهوائى) وانخفاض الوزن الجاف ، واختفاء مادة التنفس تدريجيا ، وارتفاع درجة حرارة الأنسجة المتنفسة .

١ - إنبعاث ثانى أكسيد الكربون أثناء تنفس النباتات الخضراء الراقية :

لإثبات أن ثانى أكسيد الكربون ينبعث أثناء عملية التنفس نحضر جهازاً كالمبين بالشكل ٣٨) ويتكون من أربعة زجاجات مغطاة بسدادات من المطاط تنفذ منها أنابيب توصيل زجاجية بالنظام المبين فى الشكل . ويوضع فى الزجاجة الأولى محلولا مركزاً من الصودا الكاوية ، وفى الزجاجة الثانية محلول ايدروكسيد الباريوم ، ويوضع فى



(شكل ٣٨)

جهاز لاثبات خروج ثانى أوكسيد الكربون أثناء تنفس البذور

الزجاجة الثالثة الأعضاء النباتية المتنفسة أو البذور الحية النابتة ، أما الزجاجة الرابعة فيوضع فيها محلول أيدروكسيد الباريوم أيضاً ، وتوصل أنبوبة الزجاجة الرابعة بجهاز تفريغ الهواء أو بالمضخة الزجاجية المائية المستعملة فى الترشيح Filter pump . عند تشغيل المضخة يدخل الهواء الجوي فى الزجاجة الأولى فيمتص محلول الصودا الكاوية المركز ما يوجد فيه من غاز ثانى أكسيد الكربون ثم يمر الغاز فى محلول ايدروكسيد الباريوم فى الزجاجة الثانية فلا يسبب تعكيره لخلوه من ثانى أكسيد الكربون ، ويمر الغاز بعد ذلك على الأعضاء المتنفسة فيحمل معه ثانى أكسيد الكربون الناتج من التنفس الذى عند مروره على ايدروكسيد الباريوم فى الزجاجة الرابعة فإنه يعكره .

٢ - إنتاج ثانى أكسيد الكربون وكحول الايثايل فى عملية التنفس اللاهوائى لفطر الخميرة :

تملأ أنبوبة اختبار إلى النصف تقريباً بمحلول مخفف (٥ ٪ مثلا) من سكر الجلوكوز ثم يضاف إليها معلق الخميرة ويحكم قفل الأنبوبة بسدادها الذى تخترقه أنبوبة توصيل . توضع الأنبوبة بمحتوياتها فى حمام مائى تتراوح درجة حرارته بين ٣٥ — ٣٧°م . وتوضع أنبوبة التوصيل فى أنبوبة تحتوى على محلول ايدروكسيد الباريوم ، فيلاحظ بعد مدة قليلة خروج فقاعات من الغاز من طرف أنبوبة التوصيل الذى يعكر ايدروكسيد الباريوم دليلا على أنه غاز ثانى أكسيد الكربون . فإذا ما اختبر محلول السكر والخميرة لكحول الإيثايل أعطى نتيجة إيجابية .

٣ - إنخفاض الوزن الجاف واختفاء مادة التنفس تدريجياً أثناء عملية التنفس :

المادة الجافة هى ما يتبقى بعد تسخين وزن معين من العضو النباتى على درجة حرارة ١٠٥°م مدة من الزمن حتى يثبت الوزن . هذه المادة المتبقية بعد التخلص من الماء هى عبارة عن المواد الكربوايدراتية والأزوتية والدهنية بالاضافة إلى بعض الاملاح والأحماض العضوية . فعند تنفس الأوراق أو البذور ، يلاحظ انخفاض وزنها الجاف تدريجياً كما يلاحظ فى الوقت نفسه نقص تدريجى فى المواد الكربوايدراتية أو الدهنية مما يدل على استهلاكها فى عملية التنفس . فقد وجد أن محتوى البذور النشوية من المواد الكربوايدراتية يأخذ فى النقص أثناء إنباتها وتنفسها . ذلك لأن خروج ثانى أكسيد الكربون يسبب فقد عنصر الكربون من النبات . وحيث أن المواد الكربوايدراتية هى أيسر المواد الكربونية وأسهلها منالا للنبات ، فإن النبات يستعملها فى تنفسه وينطلق ثانى أكسيد الكربون وينخفض تبعاً لذلك الوزن الجاف للنبات . فإذا ما نفذت المواد الكربوايدراتية سهلة الأكسدة من خلايا النبات المتنفس فإنه يأخذ فى استعمال المواد الغذائية الأخرى فى تنفسه . فقد وجد Godwin (١٩٢٦) فى تجاربه على تنفس أوراق نبات Cherry laurel فى الظلام أن الأوراق استعملت

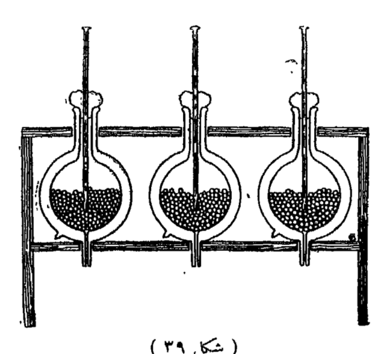
أولا فى تنفسها المواد الكربوايدراتية فتحلل النشاء الموجود فى الأوراق إلى سكريات استعملها النبات فى تنفسه وعند نفاذ المادة الكربوايدراتية تماماً فإن النبات ابتدأ فى هدم البروتوبلازم واستعمله فى تنفسه .

ومما هو جدير بالملاحظة أن الوزن الجاف للأوراق الخضراء ينقص أثناء الليل لاستهلاك بعض الغذاء المدخر فيها فى التنفس . والنباتات متساقطة الأوراق ينقص وزنها الجاف فى فصل الشتاء وفى مراحل النمو الأولى فى الربيع ؛ فعندما ينشط نمو البراعم والدرنات والريزومات وتظهر الأوراق على الأفرع فإن مواد التنفس المدخرة فى الخلايا البرانشيمية تسحب وتؤكسد وتستعمل فى التنفس ويتبع ذلك إنخفاض وزنها الجاف . ولا يمكن تعويض هذا النقص فى الوزن الجاف حتى يتم انبساط الأوراق و تنشط عملية البناء الضوئى .

٤ — انطلاق الطاقة الحرارية أثناء التنفس :

لإثبات انبعاث الحرارة أثناء التنفس تستعمل زجاجات ترموس Thermos flasks (شكل ٣٩) ويوضع فى الزجاجة الأولى بذور حية نابتة وفى الثانية كمية أخرى من نفس البذور بعد قتلها بوضعها فى ماء يغلى مدة دقيقة ، وفى الثالثة توضع كمية ثالثة من البذور النابتة بعد قتلها بالماء الساخن وإضافة محلول ١ ٪ من كلورور الزئبقيك الذى يمنع نمو الكائنات الحية الدقيقة . ثم تسد فوهة كل زجاجة بقطعة من القطن وتزود بترمومتر حساس ، وتترك الزجاجات بعض الوقت ، يلاحظ بعدها ارتفاع درجة الحرارة وثباتها لبضعة أيام فى الزجاجة الأولى المحتوية على البذور الحية النابتة. أما بذور الزجاجة الثانية فلا ترتفع درجة حرارتها إلا بعد يومين عندما تبدأ الكائنات الحية الدقيقة (البكتريا والفطر) فى النمو على البذور الميتة . أما بذور الزجاجة الثالثة الميتة والمعاملة بكلورور الزئبقيك فلا ترتفع درجة حرارتها عن درجة حرارة الجو وتظل ثابتة طول مدة التجربة .

وسبب ارتفاع درجة الحرارة فى الزجاجة الأولى أن البذور تنفست وأكسدت



(شكل ٣٩)

انبعاث الحرارة أثناء عملية التنفس

تحتوى الزجاجة الأولى على بذور حية نابتة .

وتحتوى الزجاجة الثانية على بذور نابتة قتلت فى ماء يغلى .

وتحتوى الزجاجة الثالثة على بذور نابتة قتلت فى ماء يغلى وأضيف إليها ٠,١ ٪ من محلول كلورور الزئبقيك ليمنع نمو الكائنات الحية الدقيقة . (عن توماس)

مادة التنفس فانطلق قدر من الطاقة على شكل حرارة . أما فى الزجاجة الثانية فإن ارتفاع درجة الحرارة يعزى إلى نمو وتكاثر وتنفس الكائنات الحية الدقيقة التى نمت على البذور الميتة .

معـــــامل التنفس Respiratory quotient

يطلق معامل التنفس على النسبة بالحجم بين ك ا٢ المنطلق أثناء عملية التنفس إلى الأكسجين الممتص ($\frac{ك ا_٢}{ا_٢}$)

وعند فحص معادلات التنفس السابقة ، يتضح أن معامل التنفس يختلف باختلاف تركيب مادة التنفس Respiratory substrate المستعملة ، كما يختلف باختلاف نوع التنفس .

فإذا كانت مادة التنفس مادة كربوايدراتية وكانت الأكسدة تامة فإن معامل التنفس يقرب دائماً من الوحدة :

ك$_{٦}$يد$_{١٢}$ا$_{٦}$ + ٦يد$_{٢}$ا ← ٦ك ا$_{٢}$ + ٦يد$_{٢}$ا + طاقة

معامل التنفس = ٦ك ا$_{٢}$ / ٦ ا$_{٢}$ = ٦ / ٦ = ١

أما إذا كانت أكسدة المادة الكربوايدراتية المستعملة فى التنفس غير تامة . وتنتج الأحماض العضوية كما فى تنفس النباتات العصارية ، فإن معامل التنفس يقل عن الوحدة . أما إذا تأكسدت المادة جميعها إلى حامض عضوى ولم ينتج ك ا$_{٢}$ بالمرة فإن معامل التنفس يصبح مساوياً للصفر كما يحدث عند أكسدة الجلوكوز إلى حامض الماليك .

ك يد ايد — ك ا ا يد

٢ك$_{٦}$يد$_{١٢}$ا$_{٦}$ + ٣ا$_{٢}$ ← ٣ | + ٣يد$_{٢}$ا + طاقة

ك يد$_{٢}$ — ك ا ا يد

(حامض الماليك)

معامل التنفس = صفر ك ا$_{٢}$ / ٣ا$_{٢}$ = صفر / ٣ = صفر

أما إذا استعمل الدهن كمادة للتنفس فإنها تحتاج إلى كميات أكبر من الأكسجين . لكى تتأكسد أكسدة تامة إلى ثانى أكسيد الكربون والماء عما فى حالة الكربوايدرات (أنظر معادلة الترايولين)

معامل التنفس = ٥٧ ك ا$_{٢}$ / ٨٠ ا$_{٢}$ = ٥٧ / ٨٠ = ٠,٧ تقريباً

وإذا كانت مادة التنفس غنية فى الأكسجين كالأحماض العضوية فإن معامل التنفس دائماً يكون أكبر من الوحدة . ففى حالة أكسدة حامض الطرطريك فإنه يساوى ١,٦

وفى حالة حامض الأكساليك يساوى ٤ (أنظر معادلة حامض الطرطريك).

معامل التنفس = $\frac{٨ \text{ ك ا}_٢}{٥ \text{ ا}_٢}$ = $\frac{٨}{٥}$ = ١,٦

أما فى حامض الأكساليك فإن الأكسدة تحدث طبقاً للمعادلة :

ك ا ا يد
٢ | + $\text{ا}_٢$ ← ٤ $\text{ك ا}_٢$ + ٢ $\text{يد}_٢$ ا + طاقة
ك ا ا يد

(حامض الاكساليك)

معامل التنفس = $\frac{٤ \text{ ك ا}_٢}{\text{ا}_٢}$ = $\frac{٤}{١}$ = ٤

وإذا استعمل حامض الماليك فإن معامل التنفس يساوى ١,٣٣

ك يد ا يد — ك ا ا يد
| + ٣ $\text{ا}_٢$ ← ٤ $\text{ك ا}_٢$ + ٣ $\text{يد}_٢$ ا + طاقة
ك $\text{يد}_٢$ — ك ا ا يد

(حامض الماليك)

معامل التنفس = $\frac{٤ \text{ ك ا}_٢}{٣ \text{ ا}_٢}$ = $\frac{٤}{٣}$ = ١,٣٣

العوامل التى تؤثر على قيمة معامل التنفس

١ — درجة الحرارة :

يسبب رفع درجة الحرارة حول الأعضاء المتنفسة سرعة تحلل وأكسدة الأحماض العضوية التى تكون قد تراكمت داخل الأنسجة العصارية فى درجات الحرارة المنخفضة مما يدعو إلى زيادة معامل التنفس زيادة ملحوظة نظراً لزيادة $\text{ك ا}_٢$ المنطلق . فعندما

رفعت درجة حرارة بذور التفاح زاد معامل تنفسها زيادة ظاهرة . أما إذا رفعت درجة الحرارة عن ٤٥°م فإن ذلك يضر بحيوية البروتوبلازم ويقف التنفس .

٢ — تركيز الأكسجين :

إذا انخفض تركيز الأكسجين حول الأنسجة المتنفسة عن حد معين (يختلف باختلاف النباتات) فإن معامل التنفس يزداد زيادة واضحة لحدوث التنفس اللاهوائى إلى جانب التنفس الهوائى لأن الأول ينتج فيه ك $أ_٢$ بدون استهلاك الاكسجين . والجدول الآتى يبين هذه الظاهرة [مأخوذ من نتائج Stich (١٨٩١)] .

النبات المستعمل	تركيز الأكسجين	معامل التنفس
بادرات القمح	٢٠,٠ ٪	٠,٩٨
	٩,٠ ٪	٠,٩٤
	٥,٠ ٪	٠,٩٣
	٣,٠ ٪	٣,٣٤
بادرات البسلة	٢٠,٨ ٪	٠,٨٣
	٩,٣ ٪	٠,٨٦
	٣,٥ ٪	٢,٣١
أبصال النرجس	٢٠ ٨ ٪	٠,٩٦
	١٠,٢ ٪	١,٠٤
	٧,٥ ٪	٢,٣٦

٣ — تركيز ثانى أكسيد الكربون

لزيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون حول النبات تأثير مثبط على عملية التنفس فيؤثر فى معدل خروج ثانى أكسيد الكربون أكثر مما يؤثر على معدل امتصاص الأكسجين وذلك يؤدى إلى انخفاض معامل التنفس .

طرق قياس معدل التنفس :

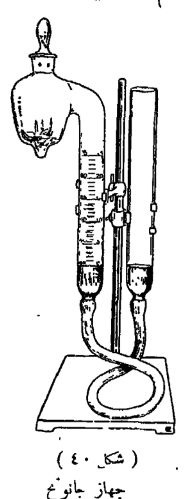
يستعمل لقياس معدل التنفس إما تقدير الأكسيجين الممتص أو ثانى أكسيد الكربون المنطلق . وقد استعمل لذلك الغرض أجهزة كثيرة تتكون فى أبسط حالاتها من حجرة محكمة القفل يوضع داخلها الجزء النباتى المراد تقدير معدل تنفسه وتحتوى الحجرة على مخلوط غازى معروف التركيب. وبعد مدة من الزمن تقدر كمية الأكسجين المتبقية فى الحجرة فى معدل الضغط والحرارة . وذلك بامتصاصه بواسطة حامض البيروجاليك ، كما نقدر كمية ثانى أكسيد الكربون باستعمال مادة تمتصه مثل أيدروكسيد البوتاسيوم . وفيما يلى شرح بعض الأجهزة والطرق الأكثر استعمالا فى قياس معدل التنفس ، مع ملاحظة أنه عند استعمال نباتات خضراء فى التجربة أن يحجب عنها الضوء حتى لا تحدث عملية البناء الضوئى أثناء التجربة فيستهلك ك O_2 الناتج فى عملية التمثيل الضوئى قبل أن يتمكن من مغادرة النبات مما يؤدى إلى نتائج لا تمثل واقع عملية التنفس ، أو تستعمل أعضاء نباتية خالية من المادة الخضراء كالبذور النابتة مثلا أو الثمار التى لا تحتوى على مواد ملونة خضراء .

١ — جهاز جانونج Ganong's respirometer

لاستعمال هذا الجهاز يوضع ٢ سم^3 من النسيج النباتى فى مستودع الجهاز ثم يوضع فى مانومتر الجهاز محلول مركز من كلورور الصوديوم (يستعمل هذا المحلول لأن ثانى أكسيد الكربون لا يقبل الذوبان فيه) . وقبل بدء التجربة يحرك غطاء الجهاز حتى تتقابل فتحة الغطاء مع الفتحة الموجودة فى رقبة المستودع وذلك لتسوية الضغط الداخلى بالجهاز بالضغط الجوى الخارجى . ثم يضبط ارتفاع المحلول الملحى فى ساق المانومتر الثابتة على رقم ١٠٠ وذلك معناه أن النسيج النباتى محاط بمقدار من الهواء قدره ١٠٠ سم^3 . وتبدأ التجربة بتحريك غطاء المستودع ، وبذلك ينقطع الاتصال بين النبات المستعمل والجو الخارجى . (أنظر شكل ٤٠) .

يترك الجهاز بعض الوقت . ويلاحظ من حين لآخر التغير الذى يطرأ على سطح

المحلول الملحى فى ساقى المانومتر . فإذا لم يتغير سطح السائل دل ذلك على أن النسيج النباتى يستعمل فى تنفسه مادة كربوايدراتية لأن حجم الأكسيجين الممتص فى هذه الحالة يساوى حجم ثانى أكسيد الكربون المنطلق (معامل التنفس = ١) . فإذا أضيفت بضع قطع من الصودا الكاوية إلى المحلول الملحى (ويكون ذلك عن طريق الساق الأخرى غير المدرجة وتحريك أنبوبة المطاط باحتراس حتى تنتقل الصودا الكاوية إلى ساق المانومتر المدرجة وتذوب فى المحلول الملحى) فإن الصودا الكاوية تمتص ثانى أكسيد الكربون الموجود فى الساق المدرجة ، ويرتفع سطح المحلول الملحى تبعاً لذلك ويمكن حينئذ قياس حجم الغاز .



(شكل ٤٠)
جهاز جانوغ
(عن توماس)

أما إذا كانت المادة التى يستعملها النبات فى تنفسه هى مادة دهنية ، فإن النبات يمتص كمية من الأكسيجين أكبر من التى يخرجها من ثانى أكسيد الكربون ، ويرتفع تبعاً لذلك المحلول الملحى فى ساق المانومتر المدرجة . فإذا فرضنا أن حجم غاز الأكسجين الزائد هو $ح_١$ ويساوى قيمة ارتفاع السائل فى الساق المدرجة . فإذا أضيفت الصودا الكاوية فإنها تمتص ثانى أكسيد الكربون الناتج ويتبع ذلك زيادة ارتفاع المحلول فى الساق ، ورمزنا لحجم ثانى أكسيد الكوبون بالرمز $ح_٢$ فإن مجموع حجم الأكسجين الممتص يكون ($ح_١ + ح_٢$) وبذلك يكون معامل التنفس مساويا

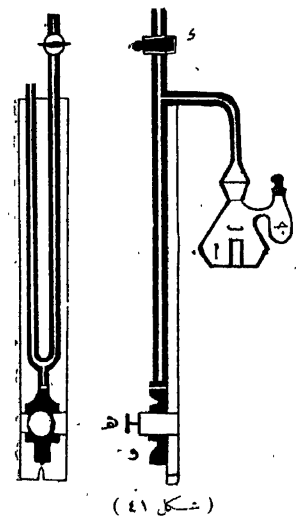
$$\frac{ح_٢}{ح_١ + ح_٢}$$

وحيث أن أحجام الغازات تتغير بتغير درجة الحرارة فإنه يجب تصحيح نتائج هذا الجهاز تبعاً لذلك للحصول على نتائج صحيحة . ولإجراءات ذلك يستعمل جهاز

جانونج آخر ، ولكن يستبدل النسيج النباتى بحجم مماثل من ورق الترشيح أو القطن المبلل بالماء ، ويترك الجهاز فى نفس ظروف الجهاز الآخر طول مدة التجربة وعند قراءة الجهاز الأول يجب تصحيح قراءته بإضافة أو طرح ما يبينه الجهاز الثانى وذلك حسب الحالة .

٢ — جهاز باركروفت فاربورج Barcroft Warburg's respirometer

يفضل استعمال هذا الجهاز عند قياس تنفس البذور والفطريات والطحالب نظراً لدقة نتائجه . وللجهاز أشكال وتعديلات كثيرة أبسطها الموضح فى (شكل ٤١) ، ولتشغيل الجهاز توضع المادة النباتية فى الغرفة « ا » داخل وعاء صغير «ب» ثم يوضع ٣ سم٣ من محلول ٢ س . بو ا بد فى الغرفة « ا » خارج الوعاء المحتوى على المادة النباتية ثم يوضع حوالى ½ سم٣ من ٢½ س . بد كل فى الغرفة « حـ » الملحقة بالغرفة « ا » ثم يطلى اتصال الجهاز بالمانومتر طلاءً متجانساً بالفازلين ، وتثبت الغرفة «ا» بالمانومتر بواسطة استعمال حلقة من المطاط . وفى نفس الوقت يعد جهاز آخر كالأول تماما إلا أنه يكون خاليا من النبات لاستعماله



(شكل ٤١)
جهاز باركروفت فاربورج لقياس التنفس
إلى اليمين — منظر جانبى — إلى اليسار — منظر أمامى للجهاز

كبارومتر . ثم يركب الجهاز بحيث تغمر الحجرات فى حمام مائى ذو درجة حرارة معينة ومضبوطة أوتوماتيكيا بضابط حرارى . ويلاحظ ترك الصمام « ى » مفتوحا فى جميع المانومترات المستعملة ثم يترك الجهاز ليهتز فى حركة ترددية لمدة ١٥ دقيقة حتى

تأخذ الحجرات درجة حرارة الحمام المائى ثم يحرك المسمار « هـ » ليضغط على أنبوبة المطاط « و » فيدفع السائل الذى بها حتى يصل إلى التدريج صفر فى الساق اليمنى للمانومتر ثم يقفل الصمام « ى » ويعرف الوقت ويسجل .

ولتعيين معامل التنفس يلزم استعمال مادتين نباتيتين متجانستين يستعمل أحدهما فى تقدير محتوى المحاليل المستعملة من ك $ا_٢$ ويجرى ذلك بأن يصب الحامض من الوعاء « حـ » إلى الغرفة « ا » فيدل ارتفاع المحلول فى ساق المانومتر على كمية ك $ا_٢$ المتصاعدة. أما المادة النباتية الثانية والموضوعة فى الجهاز الآخر فإنها تترك لتتنفس ، وبعد انتهاء التجربة يقاس الأكسيجين المستهلك بأن يصب الحامض كما فى الجهاز الأول فيتصاعد ك $ا_٢$ الناتج من التنفس والذى يكون قد امتص بواسطة محلول أيدروكسيد البوتاسيوم ويمكن إيجاد معامل التنفس بالمعادلة التالية :

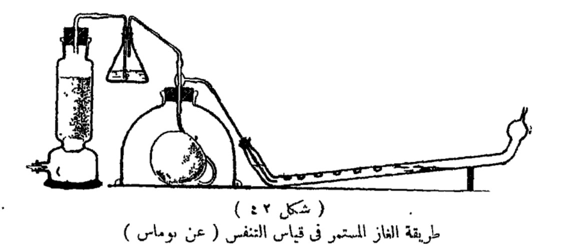
$$\frac{\text{حجم ك ا}_٢\ \text{النهائى الناتج بالمليمتر المكعب} - \text{حجم ك ا}_٢\ \text{الأصلى}}{\text{حجم الأكسجين المستهلك}}$$

٣ — جهاز الكاثارومتر Katharometer

فى عام (١٩٣١) اقترح Stiles & Leach استعمال الكاثارومتر لقياس معدل التنفس بدقة متناهية . والنظرية التى بنى عليها هذا الجهاز هى تغير درجة مقاومة سلك بلاتينى لمرور تيار كهربائى باختلاف تركيب الغاز المحيط بالسلك البلاتينى . ويتركب الجهاز من أنبوبة زجاجية داخلها سلك ملفوف من البلاتين الذى ترتفع درجة حرارته عند إمرار تيار كهربى فيه . ويمكن تقدير درجة مقاومته للتيار الكهربى بتقدير درجة التوصيل الحرارى للغازات المحيطة به ، فعند تنفس النبات فإن تركيز كل من الأكسجين وثانى أكسيد الكربون يتغير ، وهذا يؤدى إلى تغير درجة التوصيل الحرارى لخليط الغاز الذى يؤثر على درجة حرارة السلك كما يؤثر على درجة مقاومته للكهرباء . وفضلا عن دقة هذا الجهاز فإنه يمكن أخذ تسجيلات مستمرة لتركيز ثانى أكسيد الكربون طول مدة التجربة .

٤ — طريقة الغاز المستمر Continuous gas method

يفضل دائماً عند قياس معدل التنفس أن يمرر تيار هوائى خال من ك $ا_٢$ على النسيج النباتى المتنفس بدلا من وضعه فى حيز مغلق . ثم يمرر الغاز الناتج من عملية التنفس فى محلول خاص لامتصاص ك $ا_٢$ كما فى (شكل ٤٢) . يمرر الهواء



(شكل ٤٢)
طريقة الغاز المستمر فى قياس التنفس (عن توماس)

الجوى أولا على برج زجاجى يحتوى على الصودا الجيرية Soda lime لامتصاص كل ك $ا_٢$ ، ثم يمرر الغاز فى الدورق المخروطى المتصل بالجهاز والمحتوى على محلول أيدروكسيد الباريوم للتأكد من خلوه من ثانى أكسيد الكربون ، وبعد ذلك يمرر الغاز على العضو أو النسيج النباتى الذى يتنفس والموضوع تحت الناقوس الزجاجى ، ويمرر الغاز بعد التنفس فى أنبوبة زجاجية خاصة تعرف بأنبوبة بتنكوفر Pettenkofer tube تحتوى على محلول معروف الحجم والقوة من أيدروكسيد الباريوم . يترك الجهاز للعمل لمدة معينة ثم يقدر ثانى أكسيد الكربون الممتص فى الأنبوبة بواسطة عملية تعادل بسيطة بحامض كلوردريك معروف القوة .

وفى جميع الطرق السابق شرحها يقدر معدل التنفس بدرجه تبادل الغازات بين النسيج النباتى والجو المحيط به . إلا أنه يتطلب الأمر أحيانا تقدير كمية المادة الغذائية التى استهلكت فعلا فى عملية التنفس وهذا لا يمكن إجراؤه إلا عند قتل النسيج النباتى وتحليله . والطريقة الوحيدة لذلك هو أن تستعمل مجموعة واحدة متجانسة من النسيج النباتى (كالثمار مثلا) فى مبدأ التجربة ، ثم يجرى تحليل بعض هذه العينات على فترات

تختلف باختلاف مدة التجربة . وتحسب النتائج بطرق إحصائية خاصة لتقليل الخطأ التجريبي والخطأ الناتج من اختلاف العينات فيما بينها ومنها يمكن دراسة التغير فى تركيز مادة التنفس طول مدة التجربة .

ويختلف معدل التنفس اختلافاً كبيراً باختلاف الأعضاء النباتية المستعملة . فمثلا تعتبر البكتريا والفطر من أنشط النباتات فى تنفسها . ومعدل تنفس نباتات الظل والنباتات العصارية يكون أقل من معدل تنفس النباتات العادية . وفى النباتات الراقية يزيد معدل تنفس الأجزاء النامية والحديثة التكوين عن الأعضاء المسنة . فالأزهار مثلا والبراعم الطرفية يزيد معدل تنفسها عن أجزاء النبات الأخرى .

العوامل التى تؤثر فى معدل عملية التنفس :

١ — الماء :

تتضح اهمية الماء كعامل يؤثر فى معدل التنفس عند دراسة تنفس البذور . فقد وجد أن البذور الناضجة الجافة جفافاً هوائيا والتى تحتوى على نسبة من الماء تتراوح بين ١٠ — ١٢ ٪ تكاد لا تحدث فيها عملية التنفس ، وأنه وإن كان التنفس أحد ظواهر الحياة ، وأن البذور الجافة الناضجة هى أعضاء نباتية حية . إلا أنه عند قياس تنفسها بالأجهزة التى بين أيدينا لا يظهر بها ما يثبت أنها تزاول عملية التنفس . وعلى ذلك فإنه لا يمكن القطع بأن البذور الجافة لا تتنفس ولكن يمكن اعتبارها أعضاء نباتية متنفسة وإنما يحدث بها التنفس بمعدل ضئيل جداً لا يمكن قياسه بأجهزتنا العادية . وعلى كل حال فإن معدل تنفسها يزداد عندما يزداد محتواها المائى بامتصاص الماء وتبدأ فى الانبات .

والجدول الآتى يبين العلاقة بين معدل التنفس ودرجة الرطوبة فى حبوب القمح (عن Peirce)

درجة الرطوبة فى المائة	ك أ$_2$ الناتج فى ٢٤ ساعة لكل ١٠٠ جم من المادة الجافة بالملليجرام
١٢,٠٠	٠,٥٤
١٣,٩٣	٠,٦٥
١٤,٧٨	٠,٨٦
١٥,٤٢	١,٦٢
١٧,٩٧	١١,٧٢

ومن تجارب Bailey and Gurjar أن حبوب القمح احتوت على ١٦, ٠٪ من السكريات المختزلة عندما كان محتواها المائى ١٢٪ ولكن عندما امتصت الماء ونبتت لمدة ٢٤ ساعة ارتفع محتواها السكرى إلى ٥٩, ٠٪ ولما تركت ٢٤ ساعة أخرى زاد المحتوى السكرى إلى ١,١٪ أى أن امتصاص الماء سبب زيادة مادة التنفس وهى السكر . وترجع هذه الزيادة إلى أن أنزيم الأميليز قام بتحليل النشاء المدخر فى الحبوب إلى السكر الذى يتراكم ويزداد تركيزه فى الحبوب استعداداً لاستهلاكه فى عملية التنفس.

٢ — درجة الحرارة :

درس تأثير الحرارة على معدل التنفس فى بادرات البسلة حيث تركت لتنبت لمدة ٤ أيام فى درجة حرارة ٢٥°، ثم قسمت البادرات إلى مجاميع ، ونقلت بادرات كل مجموعة إلى درجة حرارة خاصة وقيس معدل تنفسها . فوجد أن معدل التنفس انخفض انخفاضاً تدريجيا أعقبه ثبات فى معدل التنفس عندما تركت لتتنفس فى درجة حرارة أقل من ٢٥°م . أما عند نقل البادرات إلى درجة ٣٥°م فإن معدل تنفسها زاد تدريجياً ثم ثبت بعد وقت معين . وقد وجد أن المعامل الحرارى لتنفس هذه البادرات بين درجة الصفر ودرجة ٣٥°م يساوى ٢ — ٢½ ، وهذا يطابق تماماً قانون فانت هوف الخاص بتأثير الحرارة على معدل سير التفاعلات الكيماوية . أما

عند وضع البادرات فى درجة حرارة فوق ٣٥°م فإن معدل التنفس ارتفع ارتفاعا مبدئياً أعقبه هبوط سريع وزادت سرعة الهبوط بزيادة درجة الحرارة المستعملة .

ويعلل الارتفاع المبدئى فى معدل التنفس فى درجات الحرارة فوق ٣٥°م إلى ما للحرارة من تأثير على سرعة سير التفاعل الكيماوى . إلا أنها فى الوقت نفسه لها تأثير ضار على حيوية البروتوبلازم . وهذا يفسر الهبوط المفاجىء فى معدل التنفس بعد قليل من الزمن عندما تأثر البروتوبلازم .

٣ — المادة المستعملة فى التنفس : Respiratory substrate

يتوقف معدل التنفس على درجة تركيز مادة التنفس الذائبة . فمثلا يكون معدل التنفس فى درنات البطاطس منخفضاً رغم احتوائها على نسبة من النشاء تبلغ ١٧ ٪ إلا أن درجة تركيز السكريات بها منخفضة وتبلغ حوالى ٠,٤ ٪ لأن هذه السكريات هى المادة التى تستهلك فى التنفس وليس النشاء . وقد أوضح Hanes and Barker (١٩٣١) أن معدل التنفس فى درنات البطاطس يزداد بازدياد محتواها السكرى . فقد وجد أن المحتوى السكرى زاد عند تعريض الدرنات لجو يحتوى على غاز حامض الأيدروسيانيك (٠,١٤ — ٠,٣ سم^{3} لكل لتر من الهواء) وأن معدل تنفسها زاد تبعاً لذلك عن الدرنات التى لم تعامل بالغاز . وقد لاحظ باركر (١٩٣٣) أن تركيز السكر فى درنات البطاطس زاد عشر مرات عن تركيزه الأصلى عندما حفظت فى درجة حرارة ١°م لمدة ثلاثة شهور، وذلك بمقارنتها بالدرنات المحفوظة فى درجة ١٥°م وأن معدل تنفس الدرنات الأولى كان أعلا بكثير من معدل تنفس الدرنات الأخيرة نظراً لوفرة مادة التنفس . وعندما أعيدت الدرنات السكرية إلى درجة ١٥م° م ، فإن محتواها السكرى نقص نقصاً سريعاً إلى أن تساوى مع الدرنات العادية . ويرجع هذا الانخفاض فى المحتوى السكرى للدرنات السكرية عند رفع درجة حرارتها من ١° — ١٥°م إلى زيادة معدل التنفس فى درجة الحرارة العالية وكذلك إلى تحول جزء كبير من السكر إلى النشاء .

وثمة تجربة أخرى أثبت بها Kosinski (١٩٠٢) علاقة التنفس بتركيز مادة

التنفس على قطر الاسبرجلس *Aspergillus niger* . فقد وجد أن معدل التنفس زاد زيادة ملحوظة عند تغذية الفطر بمحلول سكر الجلوكوز ، وأن هذا المعدل انخفض انخفاضاً كبيراً عندما استبدل محلول الجلوكوز بالماء المقطر ، فإذا ما استبدل الماء بمحلول السكر ثانية زاد معدل التنفس .

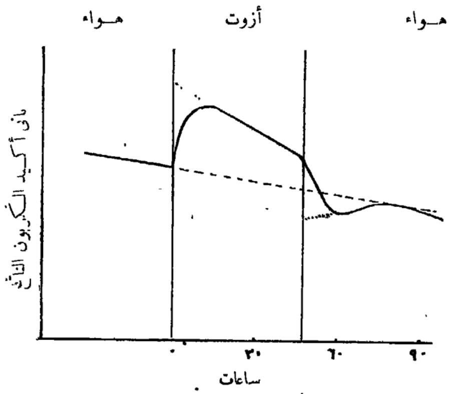
وفى عام (١٩٣٧) قام سعيد بتغذية أقراص من الجزر بمحاليل سكرية من السكروز والجلوكوز والمانوز والجلكتوز والمولتوز فلاحظ أن خلايا النبات امتصت السكريات المختلفة من محاليلها ، وأن معدل تنفسها زاد زيادة ملحوظة عن نظائرها التى تركت فى الماء المقطر للمقارنة .

وقد قام كثير من العلماء ببحث نوع السكر الذى يفضله النبات كمادة يستعملها للتنفس واختلفت آراؤهم فى هذا الموضوع إلى أن أثبتت Mrs. Onslow (١٩٣١) أن النبات يستعمل سكر الفركتوز النشط (فيورانوز) الذى ينتج فى خلايا النبات إما نتيجة لتحلل السكروز تحليلا مائياً فينتج الفركتوز النشط مباشرة ، وإما أن ينتج بطريق غير مباشر من عملية فسفرة الهكسوزات العادية . وقد أثبت الجوادى (١٩٣٥) وسعيد (١٩٣٧) أنه عند تنفس النباتات المحتوية على السكروز والهكسوزات فإنها تفضل الأول كمادة للتنفس ، ويأخذ محتواه فى النقص حتى يصل تركيزه إلى الصفر ، بينما لا يزال النبات محتوياً على كمية كبيرة نسبياً من الهكسوزات . أما إذا لم تحتو أنسجة النبات على السكروز فإن النبات يلجأ إلى استعمال الهكسوزات فى التنفس . والخلاصة أن النبات يستعمل أى مادة سكرية فى تنفسه ، وأن له القدرة على تحويل أى نوع من السكريات إلى الآخر .

٤ — تركيز الأكسجين الجوى :

فى عام (١٨٩١) أوضح Stich أن معدل التنفس لا يتغير إذا انخفض تركيز الأكسجين حول النبات عن تركيزه العادى فى الهواء الجوى (٢٠,٩٪) إلى تركيز ٥٪ . فإذا انخفض تركيز الأكسجين عن هذا القدر فإن معامل التنفس يرتفع ارتفاعا مفاجئا نتيجة لحدوث التنفس اللاهوائى فى خلايا النبات .

أما الأبحاث الحديثة التي قام بها F. F. Blackman and Parija (١٩٢٨) فقد أظهرت أن معدل التنفس يتغير بأى تغير يحدث فى تركيز الأكسجين حول النبات . وقد استعملا فى أبحاثهما على التنفس ثمار التفاح ولاحظا أنه فى غياب الأكسجين تماما أن ثانى أكسيد الكربون الناتج يكون دائماً أكثر منه فى حالة التنفس فى وجود الاكسجين. وشكل (٤٣) يوضح التغير فى ثانى أكسيد الكربون الناتج من ثمرة تفاح نقلت من الهواء الجوى،



(شكل ٤٣) تنفس ثمرة التفاح عند نقلها من الهواء الجوى إلى الازوت ومنه إلى الهواء الجوى ثانية
(عن ف . ف . بلاكمان)

إلى جو من غاز الأزوت ثم أعيدت بعد ذلك لتتنفس فى الهواء العادى ، وقد أظهر هذان الباحثان أن ثمرة التفاح يمكنها أن تظل فى جو من الأزوت مدة ٥٠ ساعة بدون أن تتلف . وعندما نقلت إلى الأزوت لوحظ ارتفاع مفاجىء فى معدل ثانى أكسيد الكربون الناتج واستمر هذا الارتفاع لمدة بضع ساعات ثم أخذ المعدل فى الانخفاض ولكن إلى معدل أعلا مما لو تركت الثمرة تتنفس فى الهواء العادى طول الوقت المستعمل فى التجربة . فإذا أعيد نقل التفاحة من الجو الأزوتى لتتنفس فى الهواء الجوى قبل مضى ٥٠ ساعة من تنفسها فى الأزوت فإن معدل التنفس يهبط

هبوطا سريعاً لبضع ساعات تسترد بعدها ثمرة التفاح حالتها الطبيعية ويرتفع معدل تنفسها كما لو كانت تتنفس تنفساً عادياً .

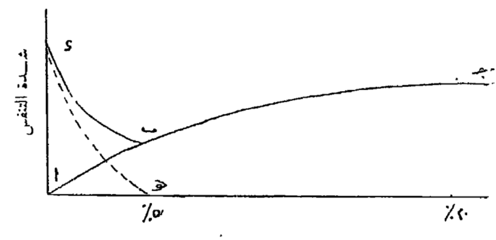
وقد أوضح بلاكمان ومعاونوه (١٩٢٨ — ١٩٣٢) أنه عندما وضعت الثمرة في جو من الأزوت يحتوى على ٣ — ٥ ٪ أكسجين فإن ثانى أكسيد الكربون الناتج يكون بعضه ناتجاً من التنفس الهوائى والآخر ناتجاً من التنفس اللاهوائى. والجدول التالى يبين العلاقة بين نوعى التنفس فى تركيزات مختلفة من الأكسجين (عن Thomas & Fidler) (١٩٣٢) .

ك ا$_2$ الناتج من ثمرة التفاح بالملليجرام لكل ١٠٠ جم من الوزن الرطب فى مدة ١٠٠ ساعة	تركيز الأكسجين			
	٠ ٪	٢,٩ ٪	٥,٣ ٪	٢١,٠ ٪
ثانى أكسيد الكربون الكلى	٦٣١	٤٩٩	٤٩٣	٥٦٧
ك ا$_2$ الناتج من التنفس اللاهوائى	٦٣١	٦٧	٥	صفر
« « « « الهوائى	صفر	٤٢٢	٤٨٨	٥٦٧

ومنه يتضح أنه كلما زاد تركيز الأكسيجين فى الجو المحيط بالثمرة فإن ثانى أكسيد الكربون الناتج من التنفس الهوائى يأخذ فى الزيادة بينما ينقص الناتج منه من التنفس اللاهوائى بسرعة .

وعندما يصل تركيز الأكسجين إلى ٥ ٪ فإن جميع ثانى أكسيد الكربون الناتج يكون نتيجة للتنفس الهوائى الصرف (شكل ٤٤) فاذا زاد تركيز الأكسجين عن ٥ ٪ فإن الثمرة تتنفس تنفساً هوائياً وأى زيادة فى تركيز الأكسيجين من ٥ ٪ إلى ١٠٠ ٪ تصحبها زيادة فى ثانى أكسيد الكربون الناتج .

ومما يجب ملاحظته أن درجة تركيز الأكسجين التى عندها يقف التنفس اللاهوائى تماما تختلف من نبات إلى نبات وحتى فى النبات الواحد ، فقد وجد مثلا أنها فى الثمار الصغيرة للتفاح تكون ٥ ٪ بينما تتراوح فى الثمار كبيرة السن بين ٩ — ١٠ ٪ .



(شـكل ٤٤) رسم تخطيطى يبين علاقة التنفس فى التفاح بدرجة تركيز الاكسيجين ـــ يبين المنحى (د هـ) ثانى أكسيد الـكربون الناتج أثناء التنفس اللاهوائى . ويبين المنحى (ا ب) ثانى أكسيد الـكربون الناتج أثناء التنفس الهوائى عندما كان تركيز الاكسيجين بين صفر و ٥٪ أما المنحنى (د ب جـ) فيبين التغير الذى يحدث فى تنفس التفاح فى تركيزات مختلفة من الاكسيجين .

٥ ـــ تركيز ثانى أكسيد الـكربون حول النبات :

إذا تراكم غاز ثانى أكسيد الـكربون حول النبات المتنفس فإن ذلك يؤدى إلى خفض معدل تنفسه . والجدول الآتى يبين هـذه العلاقة [من نتائج Kidd (١٩١٥)] عند قياس الأكسيجين المستهلك وثانى أكسيد الـكربون الناتج عن تنفس بذور نبات *Sinapis alba* فى الجو العادى باستعمال تركيزات مختلفة من ثانى أكسيد الـكربون .

تركيز ثانى أكسيد الـكربون فى الجو المستعمل	الأكسيجين المستهلك فى ٤٠ ساعة	ك ا٢ الناتج فى ٤٠ ساعة	معامل التنفس
٠٪	١٩٧ سم٣	١٧٣ سم٣	٠,٨٧
١٠٪	١٨٥ »	١٥٨ »	٠,٨٥
٢٠٪	١٢٢ »	٩٦ »	٠,٧٥
٣٠٪	١٠٤ »	٧٥ »	٠,٧٢
٤٠٪	٩٧ »	٦١ »	٠,٦٣
٨٠٪	٩٠ »	٤١ »	٠,٤٥

وقد استغلت ظاهرة انخفاض معدل التنفس عند زيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون حول النبات فى عملية حفظ المواد الغذائية . فإذا أحيطت ثمار التفاح مثلا بجو يحتوى على ١٣ ٪ من ثانى أكسيد الكربون فإن معدل تنفسها ينخفض إلى أقل حد ممكن وبذلك يمكن إطالة مدة حفظها بدون أن تتلف . وتستعمل هذه الطريقة الآن فى حفظ الثمار والخضروات الطازجة عند نقلها إلى مسافات طويلة فى بواخر الشحن ، فإنها توضع فى حجرات مزودة بأجهزة أوتوماتيكية لحفظ تركيز ثانى أكسيد الكربون حولها حتى لا ينقص ولا يزيد عن ١٣ ٪ بدلا من طريقة حفظها فى درجات حرارة منخفضة التى كانت تتكلف مصاريف باهظة فضلا عن التلف الذى كان يلحق بالثمار إذا ما تجمدت .

أما إذا زاد تركيز ثانى أكسيد الكربون عن ١٣ ٪ فإن الثمار تعجز عن مزاولة عملية التنفس الهوائى ولا يمكنها استعمال الأكسجين الموجود فى الجو وتكون النتيجة أن يتكون فى خلايا النبات كحول الايثايل والاسيتالدهيد إلى جانب ثانى أكسيد الكربون الناتج من تنفسها تنفساً لا هوائياً . ومعروف أن الأسيتالدهيد مادة سامة لخلايا النبات وتسبب اسمرار وموت كثير من الخلايا . وقد أطلق توماس Thomas (١٩٣١) على هـــذا النوع من التنفس اللاهوائى بالتنفس اللاهوائى غير العادى Carbon dioxide zymasis وذلك لاختلافه عن التنفس اللاهوائى العادى المعروف Anaerobic zymasis or anaerobic respiration

٦ — الضـوء :

يظهر أن التجارب التى أجراها الباحثون فى تأثير الضوء على عملية التنفس ليست من الكثرة بحيث يمكن الاعتماد عليها فى إظهار تأثيره فى التنفس . ففى عام (١٨٨٤) وجد Bonnier & Mangin زيادة طفيفة فى معدل تنفس النباتات المضاءة : وقد استعملت نباتات خالية من المادة الخضراء فى هـذه التجربة حتى لا تعزى الزيادة فى ثانى أكسيد الكربون الناتج إلى زيادة تركيز مادة التنفس الناتجة من عملية البناء الضوئى . وقد وجد أن معدل تنفس بادرات القمح فى الضوء زاد زيادة طفيفة عنه

عندما تنفست البادرات فى الظلام . وقد فسرت هذه الزيادة بأن الأكسيجين تزداد قدرته على الأكسدة فى الضوء عنه فى الظلام .

وعندما استعملت الأوراق البيضاء لنبات الأراليا *Aralia* وجد أن تعريضها للضوء ولو لفترة قصيرة زاد فى معدل تنفسها ، وقد فسرت هذه الزيادة إلى تأثير الضوء الذى يزيد من نشاط الأنزيمات ونفاذية البروتوبلازم وبذلك تتوفر المادة اللازمة للتنفس ويزداد معدله .

وقد اتضح أن للضوء تأثيراً على تنفس النباتات العصارية (راجع تنفس النباتات العصارية) إذ أنه يسبب تحلل الأحماض العضوية إلى ثانى أكسيد الكربون وبخار الماء ويزداد تبعاً لذلك معدل التنفس .

٧ — تأثير إضافة بعض المواد الكيماوية :

لإضافة بعض المواد الكيماوية تأثير كبير على تنفس الخلايا . فقد وجد أن المحاليل المخففة للأملاح المعدنية والأحماض غير العضوية تزيد من معدل تنفس الخلايا ووجد أنه عند إضافة محاليل مخففة جداً يتراوح تركيزها بين ٥٠٠٠,— ٠٦,٠٪ من كبريتات الزنك وكلورور الحديديك وكلورور المنجنيز زاد ذلك فى معدل إنتاج فطر الأسبرجلس لثانى أكسيد الكربون . وعندما استعملت النباتات الراقية وجد Lundegardh (١٩٣٣—١٩٣٧) وسعيد والشيشينى (١٩٤٠ — ١٩٤٤)وآخرون أن معدل تنفسها زاد زيادة ملحوظة عندما أضيفت إلى بيئاتها محاليل الأملاح المخففة . كذلك وجد أن استعمال محلول مخفف من حامض الأزوتيك وأزوتات البوتاسيوم يزيد فى معـــدل تنفسها . كذلك حدث نفس الشىء عندما زيدت قلوية محاليلها الغذائية أو عند تعريضها لبخار النشادر .

وظهر أن حامض الأيدروسيانيك وكبريتور الأيدروجين وأول أكسيد الكربون ، توقف عملية التنفس ، وذلك بإبطال عمل أنزيمات الأكسدة . وكذلك تؤثر المواد المخدرة كالأثير والكلوروفورم على التنفس فتقلل من معدله . ومما هو جدير بالملاحظة أن تأثير هذه المواد يكون غير عكسى عند استعمالها بتركيزات عالية .

أما التركيزات المنخفضة فإنها تسبب زيادة فى معدل التنفس ، الذى يستمر طالما وجدت هذه التركيزات. أما التركيزات المتوسطة فإنها تسبب زيادة مبدئية يعقبها انخفاض فى معدل التنفس إلى درجة أقل من المعتاد وكلما زاد تركيز المادة المستعملة كان النقص سريعاً .

٨ — تأثير إحداث الجروح :

كان Boehm (١٨٨٦) أول من لاحظ تأثير الجروح على معدل التنفس ، فقد أوضح أنه عند تقطيع درنات البطاطس أدى ذلك إلى زيادة فى معدل تنفسها . وفى عام (١٨٩١) أثبت Stich أن الزيادة فى معدل تنفس درنات البطاطس المقطعة يمكن تقليله إلى أقل حد ممكن إذا غطيت الأسطح المقطوعة بالغراء أو لحمت مع بعضها ثانية بمحلول الجيلاتين . وقد عزى Richards (١٨٩٦) هذه الزيادة فى معدل التنفس الناتجة من قطع درنات البطاطس وغيرها من الأعضاء النباتية إلى سببين :

الأول : أن القطع يسبب سرعة خروج وانبعاث ثانى أكسيد الكربون الموجود فى المسافات البينية وخلايا النباتات .

والثانى : أن عملية القطع نفسها أو إحداث الجرح لها تأثير فى زيادة معدل تنفس النسيج المقطوع عند السطح وأن هذه الزيادة بلغت أقصاها بعد يومين ثم أخذت فى الانخفاض التدريجى إلى أن أصبح التنفس عادياً وقد أوضح سعيد والشيشينى(١٩٤٧) أن عملية القطع تسبب تغيراً فى حالة الخلايا المحيطة بالقطع مما يؤدى الى زيادة معدل تنفسها . ومن تجارب Audus (١٩٤٠) أن القطع لا يؤثر فى معدل تنفس النباتات إذا كانت الأنسجة محاطة بجو خال من الأكسجين وأن الزيادة فى معدل التنفس إنما تعزى الى الجانب التأكسدى من عملية التنفس وهذا لا يحدث إلا فى وجود الأكسجين

العلاقة بين نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى فى النبات

The relation between aerobic and anaerobic respiration

رأينا مما سبق أن النباتات عندما تبعد عن الجو العادى ، فإنها تستمر فى عملية التنفس إلى حين ، وتحصل على الطاقة اللازمة لها من تحليل جزىء الهكسوز إلى

الكحول وثانى أكسيد الكربون . وقد أطلق Kostyschev (١٩٠٢) على هذا النوع من التنفس « التنفس اللاهوائى » وأنه ليس ضرورياً عند مزاولة النباتات هذا النوع من التنفس أن ينتج الكحول وثانى أكسيد الكربون كناتجات نهائية للعملية . وقد تحدث فى بعض النباتات طبقا للمعادلة :

$$ك_{٦} يد_{١٢} أ_{٦} \rightarrow ٢ ك_{٢} يد_{٥} أيد + ٢ ك أ_{٢} + \text{طاقة}$$

فمثلا فى التنفس اللاهوائى لدرنات البطاطس قد لا يظهر الكحول إطلاقا ويفسر ذلك بأحد احتمالين :

الأول : إما أن الكحول ينتج طبقا للمعادلة السابقة ولكنه يستعمل مباشرة حال ظهوره فى تفاعلات أخرى .

الثانى : أن العملية تسير فى غير مجراها المعروف وتنتج مواد أخرى غير كحول الايثايل .

ولدعم الرأى الأخير قام Kostyschev (١٩٠٢ — ١٩٠٤) بتربية فطر الأسبرجلس فى بيئة تحتوى على مادة كربوايدراتية وأخرى تحتوى على ببتون فلاحظ أنه فى الحالة الأولى نتج من تنفس الفطر تنفسا لا هوائياً الكحول وثانى أكسيد الكربون ، أما فى الحالة الثانية فلم ينتج الكحول فى التنفس اللاهوائى . وعلى ذلك فإن عملية التنفس اللاهوائى فى فطر الأسبرجلس تختلف باختلاف المادة الغذائية المستعملة .

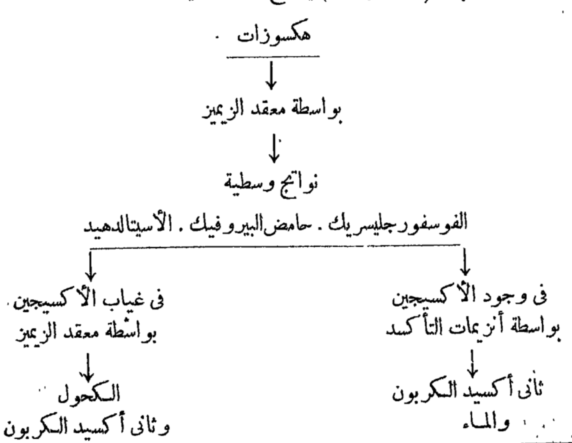
وقد أوضح كثير من الباحثين أن الأسيالدهيد وكثير من الأحماض العضوية كحامض الأكساليك والفورميك والخليك تنتج ضمنا مع نواتج عملية التنفس اللاهوائى

ومما يوحى بأن عملية التخمر الكحولى فى فطر الخميرة والتنفس اللاهوائى فى النباتات الراقية إنما هما عمليتان متشابهتان هو وجود معقد الزيميز الذى يسبب التخمر الكحولى فى الخميرة فى خلايا النباتات الراقيه ، وأنه وإن لم ينتج الكحول فى بعض عمليات التنفس اللاهوائى لبعض النباتات الراقية فإن ذلك يرجع الى أن العملية ربما توقفت عند مرحلة سابقة لإنتاج كحول الايثايل .

وقد درس كثير من العلماء علاقة التنفس الهوائى بعملية التنفس اللاهوائى ويمكن تلخيص ما وصلوا اليه من نتائج فى النظريتين الآتيتين :

النظرية الأولى :

وأنصار هذه النظرية هم : Pfeffer (١٨٨٥) و Kostyschev (١٩٠٤) و Blackman (١٩٢٨) ومؤداها أن التنفس يحدث على مراحل متعددة وأن هناك نواتج وسطية تنتج بفعل أنزيم الزيميز . ففي الظروف اللاهوائية تسير هذه النواتج الوسطية في طريقها المؤدى الى إنتاج الكحول وثانى أكسيد الكربون أما في الظروف الهوائية فإن هذه النواتج الوسطية تتأكسد بفعل أنزيمات التأكسد إلى الماء وثانى أوكسيد الكربون (والشكل ٤٥) يوضح هذه النظرية .



(شكل ٤٥) يبين العلاقة بين نوعى التنفس كما افترضها بلاكمان وأنصار نظريته

ومن الحقائق التي دعمت بها هذه النظرية الملاحظات الآتية :

١ — تمكن Klein من فصل الاسيتالدهيد من أنسجة النباتات الراقية أثناء تنفسها تنفساً هوائياً وقد عرفنا أن هذه المادة تنتج أيضاً عند تنفس فطر الخميرة تنفساً لاهوائيا أثناء التخمر الكحولى .

٢ — لاحظ Kostyschev أن أنزيمات التأكسد تعجز عن أكسدة السكريات مباشرة ، إلا أنها تستطيع أكسدة نفس هذه السكريات إذا أضيف اليها فطر الخميرة الذى ينشطها ويحللها الى نواتج وسطية يسهل على أنزيمات التأكسد أكسدتها .

٣ — عند إمداد البادرات النامية بالسكريات المتخمرة فإن معدل تنفسها يزداد عن معدل تنفس بادرات أخرى من نفس النوع تتغذى بسكريات عادية . وذلك يدل على أن النباتات تفضل فى تنفسها النواتج الوسطية لعملية التنفس عن السكريات الأصلية.

النظرية الثانية :

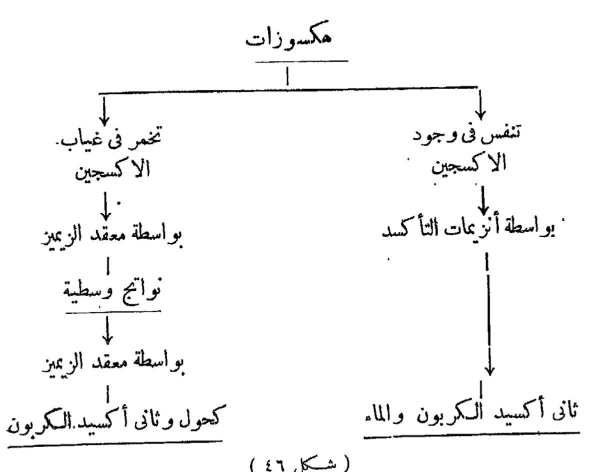
أما أنصار هذه النظرية فهم العلماء Lundsgaard (١٩٣٠) و Boysen-Jensen (١٩٣١) و Lipman (١٩٣٣) .

ويعتقد أنصار هذه النظرية أنه لا توجد علاقة ما بين أكسدة السكر الى ك $ا_٢$ والماء فى عملية التنفس الهوائى وبين انحلاله الى الكحول وثانى اكسيد الكربون فى عملية التنفس اللاهوائى أو التخمر الكحولى . وبناء ذلك فإن انزيم معقد الزيميز يختص فقط بتحليل السكر إلى الكحول وثانى اكسيد الكربون فى حالة غياب الأكسجين، أما فى حالة وجود الأكسجين فإن السكر يؤكسد الى ثانى أكسيد الكربون والماء بأنزيمات أخرى خلاف معقد الزيميز . ويمكن توضيح هذه العلاقة بالرسم الآتى (شكل ٤٦) .

وقد بنى هذا الرأى على ما يأتى :ـ

لاحظ Lundsgaard أنه عند إضافة مادة يودوخلات الصوديوم فإن ذلك يمنع عملية التخمير الكحولى منعاً تاما . اما عند إضافة هذه المادة بنفس التركيز السابق الى الخميرة مع تهويتها فإنها تستمر فى تنفسها الهوائى وان اليودوخلات فى غياب $ا_٢$ تمنع تكوين النواتج الوسطية .

وبناء على هذه الاكتشافات اثبت Lundsgaard خطأ النظرية الأولى التى توحى بوجود العلاقة بين نوعى التنفس لعدم إنتاج النواتج الوسطية التى يتفرع منها نوعى التنفس .



(شكل ٤٦)

العلاقة بين نوعى التنفس كما افترضها ليمان وأنصاره

إلا أن بلاكمان وأنصاره لم يقفوا مكتوفى الأيدى أزاء هذا التحدى . فقام أحد تلاميذه Turner (١٩٣٧) بدراسة تأثير يودوخلات الصوديوم على التنفس والتخمر فى أقراص الجزر وفطر الخميرة وأوضح أن نظرية بلاكمان ما زالت صحيحة وقائمة ، وأنه من السهل مناقشة نتائج Lundsgaard إذ أن تأثير مادة اليودوخلات على إيقاف عملية التخمر الكحولى إنما يقل فى وجود الاكسجين . ففى إحدى تجاربه لاحظ أن عملية التخمر فى أقراص الجزر لم تتأثر تأثراً يذكر عندما كان تركيز الأكسجين ٢$\frac{1}{2}$ ٪ وأنه عند إضافة اليودوخلات بتركيز $\frac{١}{٤٠٠٠٠}$ فإن عملية التخمر أوقفت تماما بعد مضى ٥ — ٦ ساعات فى جو من الأزوت . أما عندما كان تركيز الاكسجين ٢$\frac{1}{2}$ ٪ فإن التخمر قل تدريجياً وبعد ٨ ساعات كان معدل النشاط قد قل ٩٥ ٪ عن نشاطه الأصلى . خلص Turner من هذه النتائج إلى أن تأثير اليودوخلات فى إيقاف إنتاج النواتج الوسطية يقل فى وجود الأكسجين عند استعمالها بتركيزات منخفضة .

أما عندما يكون تركيزها عالياً فإنها توقف عملية إنتاج النواتج الوسطية فتتوقف عمليتى التنفس والتخمر معاً . وقد يكون الاكسجين سبباً فى تقليل نفاذية الخلية لليودوخلات أو أنه يعطل تفاعل اليودوخلات مع بعض محتويات الخلية التى لو تفاعلت معها لنتج عن ذلك وقف عملية إنتاج النواتج الوسطية .

والنتيجة هى أنه لا زالت هناك علاقة بين نوعى التنفس الهوائى واللاهوائى كما اقترحها بلاكمان .

البناء التأكسدى Oxidative anabolism

فى عام (١٩٢٣) أوضح Wieland أنه عندما تتنفس النباتات فى معزل عن الهواء ، فإنه ينتج من تنفسها ثانى أكسيد الكربون والكحول . فإذا نقلت هذه النباتات إلى الهواء أو الاكسجين فإن حوالى ٤٥ ٪ من الكحول الناتج نتيجة للتنفس اللاهوائى يتأكسد إلى ثانى أكسيد الكربون والماء وأن ٣٥ ٪ منه يتأكسد جزئياً إلى حامض الخليك أما الباقى فيعاد بناؤه إلى المادة الكربوايدراتية .

ويرى بلاكمان (١٩٢٨) أن بعض النواتج الوسطية يعاد بناؤها إلى أصلها فى وجود الاكسجين بطريقة سماها « البناء التأكسدى » وأن أكثر من ثلاثة أرباع هذه المركبات الوسطية يعاد بناؤها أما الباقى فإنه يسير فى طريقه العادى لانتاج ك أ٢ والماء .

ومما يعزز نظرية البناء التأكسدى أنه بتحليل النتائج التى حصل عليها من تنفس ثمار التفاح عند نقلها من الهواء الجوى إلى الأزوت (شكل ٤٣) لاحظ أن إنتاج ثانى أكسيد الكربون ارتفع فجأة وبسرعة واستمرت هذه الزيادة مدة ٧ — ١٠ ساعات حتى انتهى تأثير نقل الثمار من الجو العادى إلى الجو الأزوتى وأخذ المنحنى مجراه الطبيعى فى غياب الاكسجين (تنفس لا هوائى . ت . ل) . وبواسطة مد منحنى التنفس اللاهوائى فى الاتجاه العكسى استطاع بلاكمان أن يعين معدل التنفس اللاهوائى وقت تحول الثمار من الهواء إلى الأزوت . وقد لاحظ فى كل التجارب التى أجريت أن قيمة التنفس اللاهوائى عند نقطة الابتداء التى تصورها تعادل مرة ونصف مرة معدل التنفس الهوائى (ت . ه) للثمار عند نقطة التحول .

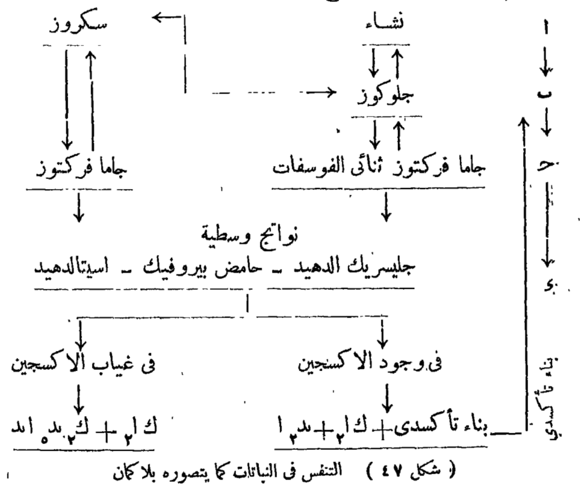
وحيث أنه فى التنفس اللاهوائى يتحول $\frac{1}{3}$ الكربون فى المادة الوسطية لعملية التنفس إلى ثانى أكسيد الكربون ، $\frac{2}{3}$ الكربون إلى كحول الايثايل ، فإن كمية كربون مادة التنفس المستهلكة فى عملية التنفس اللاهوائى تساوى ثلاثة أمثال كمية الكربون الناتجة على صورة ثانى أكسيد الكربون .

وحيث أن كمية ثانى أكسيد الكربون الناتجة من التنفس اللاهوائى تساوى ١,٥ مرة مما ينتج منه فى حالة التنفس الهوائى كما سبق إيضاحه فإن :

كربون المادة المستهلكة = ٣ (ت . ل) = ٣ × ١,٥ (ت . هـ)

= ٤,٥ (ت . هـ)

ومعنى ذلك أنه لكى ننتج وحدة كربونية واحدة على صورة ثانى أكسيد الكربون فى عملية التنفس الهوائى لا بد أن يسبقها تحلل ٤,٥ وحدة كربونية من مادة التنفس . وعلى ذلك فإنه مقابل خروج وحدة كربونية كثانى أكسيد كربون يعاد بناء ٣,٥ وحدة كربونية . أى أن كمية الكربون المعاد بناؤها فى عملية البناء التأكسدى تساوى ٣,٥ مرة قيمة الكربون الناتج على هيئة ثانى أكسيد الكربون فى التنفس الهوائى .



(شكل ٤٧) التنفس فى النباتات كما يتصوره بلاكمان

فإذا فرضنا أن (ا) تمثل المادة الكربوايدراتية التى تستهلك فى عملية التنفس (نشاء أو سكروز) فإنها تتحال تحليلا مائياً إلى هكسوزات (ب) ثم تنشط هذه الهكسوزات لتتحول فى النهاية إلى جاما فركتوز (حـ) ثم تبدأ عملية الأكسدة فتنتج النواتج الوسطية (ى) تحتوى على ذرتين أو ثلاثة ذرات من الكربون مثل (جليسريك الدهيد وحامض البيروفيك والاسيتالدهيد) وتدخل هذه المواد فى آخر مرحلة من مراحل التفاعل . ويتوقف طريق سلوكها فى التفاعل على وجود أو غياب الاكسجين . ففى غياب الاكسجين فإن هذه النواتج الوسطية تتحلل نهائياً إلى ثانى أكسيد الكربون وكحول الايثايل . ويمكن قياس معدل إنتاج ثانى أكسيد الكربون . وعند حسابه نجد أنه لكل ذرة من الكربون نتجت على صورة ثانى أكسيد الكربون يقابلها إفراز ذرتين من الكربون فى أنسجة النبات على صورة كحول الايثايل .

أما فى وجود الأكسجين الجوى أو الأكسجين بدرجات مختلفة من التركيز فإن التنفس يسلك طريقاً آخر . فإذا كان تركيز الأكسجين كافياً فإن جميع النواتج الوسطية (ى) تتأكسد وتعطى (ك $ا_٢$ + يد$_٢$ ا) + البناء التأكسدى . ولا يوجد فى هذه الحالة أى أثر للتنفس اللاهوائى ومنتجاته .

وتسمى درجة تركيز الأكسجين التى يتوفر عندها الأكسجين اللازم لأكسدة النواتج الوسطية أى التى يكون فيها قدر الأكسجين كافياً بالضبط لأكسدتها والتى يكون جميع ثانى أكسيد الكربون الناتج فيها من عملية التنفس الهوائى فقط بـ « نقطة الانتهاء للتنفس اللاهوائى » Extinction point of anaerobic respiration

أما إذا لم يكن تركيز الأكسجين كافيا لأكسدة (ى) فإن بعض النواتج الوسطية تتأكسد معطية (ك $ا_٢$ + يد$_٢$ ا) + البناء التأكسدى ويكون ثانى أكسيد الكربون الناتج خليطا من (ت . هـ) و (ت . ل)

أما إذا زاد تركيز الأكسجين عن التركيز اللازم لأكسدة (ى) - كأن يكون تركيزه كتركيز الأكسجين الجوى (٢٠ ٪) تقريباً ، فإن الزيادة فى الأكسجين تزيد فى سرعة إنتاج المواد الوسطية (ى) وهذه بالتالى تزيد من سرعة الأكسدة فيزيد معدل التنفس تبعاً لذلك .

الباب العاشر

انتقال المـــواد الذائبة

Translocation of Solutes

لما كانت المواد الغذائية والماء تنتقل بين خلايا النبات ، اتضحت أهمية دراسة الطريق الذى تسلكه هذه المواد فى أنسجة النبات لكى تنتقل من مكان يتوفر فيه وجودها إلى مكان آخر تدعو الحاجة اليها ، أو إلى أماكن تخزينها .

وقد اتضح من تجارب تحليل الأوراق، أن ما يصنع فيها من مواد غذائية كالمواد الكربوايدراتية والأزوتية العضوية تكون من الكثرة بحيث تزيد عن احتياجاتها . لذلك فإن هذه المواد الزائدة عن الحاجة تنقل إلى حيث تستهلك فى أماكن أخرى أو تخزن فى أماكن التخزين إما بصفة مؤقتة أو بصفة دائمة .

ولما كانت معظم المواد التى يتم صنعها فى الأوراق وبعض الأجزاء الأخرى من النبات معقدة التركيب كالنشاء والبروتين،وكل هذهالمواد غير قابلة للانتقال والتحرك بين خلايا وأنسجة النبات نظراً لكبر وحداتها ، فإنه لكى يتم نقلها لا بد أن تتجزأ أو تتحلل إلى مركبات بسيطة ذائبة . كأن يتحول النشاء إلى سكريات بسيطة ، والبروتينات إلى أحماض أمينية ، وذلك لكى يسهل نقلها إلى مراكز التخزين أو الاستهلاك حيث تستهلك بصورتها البسيطة التى نقلت عليها (كأن يستخدم السكر فى التنفس أو بناء أعضاء جديدة) أو تخزن إما على صورتها البسيطة التى نقلت عليها كما فى حالة تخزين سكر الجلوكوز فى ثمار العنب، أو تتكاثف تكاثفاً بسيطاً كأن يتكاثف جزىء من سكر الجلوكوز وجزىء من سكر الفركتوز ليكونا جزىء من السكروز ويخزن على هذه الصورة كما فى حالة جذور البنجر وسيقان قصب السكر،أو تتكاثف هذه المواد البسيطة المنقولة تكاثفاً كبيراً لتعود إلىالصورة التى كانت عليها قبل تحللها

وانتقالها فيتكاثف الجلوكوز إلى النشاء ، ويخزن على هذه الصورة فى السوق الدرنية للبطاطس والجذور الدرنية للبطاطا وتتكاثف الأحماض الأمينية لتعطى جزىء البروتين المعقد فى البذور مثلا . وغنى عن الذكر أن عمليات التحلل والتكاثف التى سبق الإشارة اليها إنما تحدث بوساطة أنزيماتها الخاصة .

وقبل عام (١٩٢٠) كان الرأى المتفق عليه أن الخشب هو طريق العصارة الصاعدة وأن اللحاء هو طريق العصارة النازلة . . وفى عام (١٩٢٠) أوجد Curtis نظريته القائلة بأن اللحاء هو الطريق الذى تسلكه المواد الذائبة فى صعودها وفى نزولها. إلا أنه فى عام (١٩٢٢) نادى Dixon وآخرون بعدم صلاحية اللحاء تماما لهذا الغرض وأن الخشب هو الطريق الرئيسى للعصارة الصاعدة والنازلة .

يتضح إذن من هذه الآراء المتضاربة أنه لا بد من عمل دراسة وافية لهذا الموضوع حتى يمكن القطع برأى فيه. ومن أحدث الأبحاث التى عملت فى هذا الصدد هى أبحاث Munch (١٩٢٦) ، Crafts (١٩٣١) ، Mason & Maskell (١٩٢٦ - ١٩٣٤) التى أظهرت أن المواد الذائبة العضوية تتحرك فى الاتجاهين خلال اللحاء وأن الأملاح المعدنية تتحرك إلى أعلى خلال أوعية الخشب .

وتعتبر الأبحاث التى قام بها Mason & Maskell (١٩٢٨ — ١٩٣٤) ، Mason & Phillis (١٩٣٣ — ١٩٣٦) من أحسن الأبحاث التى عملت فى هذا الصدد فيما يختص بانتقال المواد الكربوايدراتية والأزوتية والمعدنية بين خلايا وأنسجة النبات.

انتقال المواد الكربوايدراتية :

قام Mason & Maskell بتحليل أنسجة الأعضاء المختلفة لنبات القطن لتقدير الكربوايدرات بأنواعها . وأظهرت نتائج التحليل أن السكروز لا يوجد فى خلايا نصل الأوراق وأن ما تحتويه هذه الخلايا من المواد الكربوايدراتية إنما يوجد على حالة سكريات مختزلة نتيجة لعملية التمثيل الكربونى ، بينما تحتوى الأنابيب الغربالية

فى عروق الأوراق على نسبة مرتفعة من السكروز ونسبة ضئيلة من السكريات المختزلة وقد عزى وجود السكروز فى الأنابيب الغربالية إلى تحول السكريات المختزلة إلى السكروز فى الخلايا المرافقة حيث يزداد تركيزه ثم ينساب منها إلى الأنابيب الغربالية. ويبدو أن السكروز هو المادة الكربوايدراتية الأساسية القابلة للانتقال بين خلايا وأنسجة النبات لأنه يتغير تركيزه باستمرار فى الخلايا ، وأنه ينقل من الورقة إلى الساق ومنه إلى الجذر خلال اللحاء . وعندما أزيلت الأوراق العليا من الساق وتركت الأوراق السفلى فإن السكروز انتقل من أجزاء الساق المورقة إلى أعلى الساق فى الأجزاء التى لا تحتوى على الأوراق وهذا يثبت أن السكروز يتحرك إلى أسفل وإلى أعلى خلال اللحاء .

وعندما أجريت عملية التحليق Ringing فى الساق بأن أزيلت جميع الأنسجة التى خارج اسطوانة الخشب بارتفاع ٢ سم ، سبب ذلك زيادة تركيز السكروز فوق الحلقة واختفاء جميع أنواع السكريات أسلفها ، مما يثبت أن السكروز لا ينتقل إلا عن طريق اللحاء وان إزالته عند التحليق لم ينفذ السكروز خلال أوعية الخشب . ومن الحقائق المعروفة أن الخشب يحتوى على نسبة من السكريات الذائبة مما دعى إلى الظن فيما مضى أن السكر ينتقل من الأوراق مباشرة إلى أوعية الخشب . إلا أن الأبحاث الحديثة أظهرت بصفة قاطعة أن هذه السكريات تنتقل من اللحاء فى اتجاه عرضى إلى الخشب .

ويتلقى الساق والجذر امدادات كبيرة من السكر تفوق كثيراً احتياجاتها ولذلك فإن أكثر هذا السكر يخزن فى هذه الأعضاء . وعندما تتكون البراعم الزهرية واللوزات فإن هذا السكر ينتشر خلال اللحاء ويقابل تيار السكر المرسل من الأوراق ويتجه جميع السكر إلى هذه الأعضاء المتكونة حديثاً لإمدادها بما يلزمها من هذه المواد الغذائية ، وفى نفس الوقت يمتنع وصول السكر إلى الجذور من هذه الامدادات السكرية فيقف نموها تدريجياً .

انتقال المواد الازوتية :

أوضحت نتائج الأبحاث التى بها Mason & Maskell أن انتقال وحركة المواد

الأزوتية أكثر تعقيداً منها فى حالة المواد الكربوايدراتية . فقد وجد أن المواد الأزوتية القابلة للانتقال هى الأحماض الأمينية والببتيدات . أما الأسباراجين فهو غير قابل للحركة . وقد دل تحليل الأوراق على احتوائها على نسبة عالية من الأحماض الأمينية والببتيدات وعلى نسبة ضئيلة من الأسباراجين وكلما ابتعدنا عن الورقة قل تركيز الأحماض الأمينية والببتيدات وزاد تركيز الأسباراجين .

وقد أوضح هذا العالمان أن الأحماض الأمينية والببتيدات تنتقل من الأوراق إلى الساق ومنها إلى الجذر تماماً كما فى حالة انتقال السكروز . إلا أن حركة انتقالها لا تبدو واضحة نظراً إلى تخزين ما يزيد عن حاجة هذه الأعضاء من هذه المواد على صورة أسباراجين فى خلايا القشرة والأشعة النخاعية ويكون تخزينها بدرجة كبيرة فى الجذور ولكن عند اجراء عملية التحليق فإن الانتقال يبدو أكثر وضوحا حيث تتراكم المواد الأزوتية المنتقلة فوق منطقة التحليق .

وقد أوضح Mason & Phillis (١٩٣٤) أنه عندما تتكون الأزهار واللوزات فإن المركبات الأزوتية المختزنة تسحب بسرعة من الأجزاء الخضرية من النبات ويكون انسحابها من الأجزاء السفلى من النبات بمعدل أكبر منه من الأجزاء العليا، وتسلك المركبات الأزوتية التى تنتقل إلى الأزهار واللوزات نفس الطريق الذى يسلكه السكروز

ومن الملاحظ أنه عندما يمنع وصول المواد الأزوتية إلى الجذر أثناء النمو الخضرى نتيجة لنقص المركبات الأزوتية التى يمتصها الجذر من التربة فإن الأسباراجين الذى يكون مختزناً فى الجذر لا يسحب إلى مناطق النمو الطرفية فى الساق لتعويض النقص الأزوتى الناتج من نقص تغذية النبات بالمركبات الأزوتية . ولكن عند ظهور الأزهار واللوزات فإن هذا الاسباراجين سرعان ما يتحلل وينقل اليها .

انتقال العناصر المعدنية :

يحتاج نبات القطن إلى عناصر الأزوت والفوسفور والبوتاسيوم فى الفترة الأولى من نموه . فإذا منعت عنه هذه العناصر بعد ذلك فإن نموه لا يكاد يتأثر . أما

الـكالسيوم فإنه يحتاج إلى امدادات منه طول فترة نموه ، ولا بد من توفره لـكى يستمر فى النمو .

وقد أوضحت التجارب أن العناصر الثلاثة الأولى تنتقل إلى أعلى خلال أوعية الخشب حيث تصل إلى الأوراق ويعود بعضها إلى أسفل عن طريق اللحاء . إلا أن هذه العناصر يمكن إعادة نقلها إلى أعلى عن طريق اللحاء كما فى حالة السكريات والمواد الأزوتية العضوية .

أما فيما يختص بالـكالسيوم فإنه يشذ عن هذه القاعدة لأنه يبدو أنه يتوزع أثناء حركته إلى أعلى فى أوعية الخشب وعندما يصل إلى الخلية فإنه لا ينتقل منها ثانية . ويشاهد كثيراً وجود بللورات من أكسالات الـكالسيوم فى خلايا أشعة اللحاء ولـكن ليس هناك أى دليل على وجودها فى الأنابيب الغربالية .

وعند إزالة اللوزات يلاحظ زيادة محتوى النبات من العناصر والسكريات والمركبات الأزوتية العضوية فى الساق .

تكوين الـكالاس Callus formation

عند اجراء عملية التحليق فى تجارب الانتقال أو عند استعمال الضغط الشديد على الساق بدلا من التحليق (شكل ٤٨) يلاحظ حدوث انتفاخ فوق منطقة التحليق أو الضغط ، هذا الانفاخ يحدث نتيجة لاحتجاز وتراكم المواد الغذائية التى تكونت فى الأوراق وانتقلت منها الى الأنابيب الغربالية فى الاتجاه السفلى .

(ب) (شكل ٤٨) (ا)
تكوين الـكالاس (ا) بالتحليق (ب) بالضغط

وكثيراً ما تستخدم طريقة الضغط لتنشيط تكون الأزهار والثمار لأنه عند الضغط تحجز المواد الغذائية النازلة الى أسفل أجزاء النبات وتتوفر للأجزاء العليا فينشط تكوين الأزهار ويسرع نضج الثمار .

الباب الحادى عشر

انبات البـــذور

Germination of Seeds

إذا توفرت جميع العوامل اللازمة للإنبات من ماء ودرجة حرارة وأكسجين فإن جنين البذرة يبدأ فى الإنبات فيتكون الجذير الذى يخترق القصرة ويأخذ طريقه إلى أسفل مخترقاً حبيبات التربة ويعقب ذلك خروج الريشة مخترقة غطاء التربة لتظهر فوق سطح الأرض . فمن الجذير يتكون المجموع الجذرى ومن الريشة يتكون المجموع الخضرى .

إلا أن هناك بعض أنواع من البذور لا يكفى لإنباتها أن تتوفر الشروط اللازمة للإنبات من ماء ودرجة حرارة وأكسجين . فبذور النباتات المتطفلة كبذور الهالوك *Orobanche* والحامول *Cuscuta* والعدار *Striga* لا تنبت إلا إذا وجد بجوارها العائل . وأكثر من ذلك أن بعضها لا ينبت إلا بعد أن تنبت بذور العائل وتبلغ النباتات درجة خاصة من النمو عندها تبدأ بذور هذه النباتات المتطفلة فى الإنبات . ويبدو أن العائل أثناء نموه يفرز فى التربة بوساطة مجموعه الجذرى بعض المواد التى تنبه بذور النباتات المتطفلة فتنبت وتصيب العائل وتتطفل على جذوره (كما فى حالة الهالوك) أو على سوقه (كما فى حالة الحامول) .

العوامل اللازمة لنجاح الانبات :

١ — المـاء :

تحتوى البذور الجافة هوائياً على نسبة من المـاء تتراوح بين ١٠ — ١٢ ٪ ولا بد أن تمتص كمية مناسبة من المـاء حتى يمكن إنباتها . وتمتص البذور المـاء من

جميع أجزاء سطحها وليس من النقير فقط كما قد يعتقد البعض بدليل أنه عند تغطية النقير بالشمع المنصهر فإن البذرة تمتص الماء ويزداد حجمها .

وتمتص البذور كميات كبيرة من الماء . وتختلف كمية الماء الممتصة باختلاف نوع أو صنف النبات . فمثلا تمتص بذور النباتات البقولية من الماء أكثر مما تمتصه الحبوب .

ويرجع امتصاص البذور للماء إلى تشرب الغرويات المتصلبة Hydrogels التى تتكون منها أجزاء الجنين بالماء والتى عندما تمتص الماء يتحول بروتوبلازم الجنين إلى نوع من الغرويات السائلة Hydrosols وتكبر الخلايا وتتكون بها الفجوات التى تتكون فيها مواد ذائبة كالسكريات والأملاح . وهذه المواد تزيد من قيمة الضغط الأزموزى للفجوة الخلوية وتمتص الخلايا الماء بقوة الامتصاص علاوة على امتصاصه بقوة التشرب .

وتسلك البذور فى امتصاصها للماء مسلك الغرويات المتصلبة Gels تماماً كالغراء والجيلاتين والنشاء والصمغ . فإذا أخذ حجمان من الماء والغروى المتصلب ومزجا فإن حجم الخليط الناتج يقل عن حجمهما معاً ، وكذلك الحال فى البذور فإن الزيادة فى حجم البذور نتيجة لتشربها بالماء تقل عن حجم الماء الممتص . ولإظهار هذه الخاصية توضع بغد البذور المجروشة أو النشاء فى زجاجة وتملأ بالماء وتسد بسداد من المطاط تخترقه أنبوبة زجاجية بحيث يرتفع الماء فى هذه الأنبوبة وتوضع علامة على مستوى الماء فيها ، وتترك بعض الوقت فيلاحظ أن مستوى الماء فى الأنبوبة قد انخفض عن المستوى الأول . على أنه ليس من السهل تفسير هذه الظاهرة .

وثمة ظاهرة أخرى تصحب عملية التشرب بالماء فإن درجة حرارة المادة المتشربة بالماء ترتفع عن درجة الحرارة العادية . ويمكن إثبات هذه الظاهرة أيضاً عند مزج بعض الحبوب أو النشاء بالماء فإنه يلاحظ انبعاث قدر من الحرارة عند حدوث التشرب .

٢ — الحرارة :

تؤثر الحرارة فى سرعة امتصاص البذور للماء ولكنها لا تؤثر فى كمية الماء الممتصة . فمثلا عند وضع مجموعتين من البذور المتجانسة فى الماء على درجتين مختلفتين من الحرارة فإن البذور الموضوعة فى الماء الأكثر حرارة تمتص الماء أسرع من الموضوعة فى ماء منخفض الحرارة ولكن إذا تركا مدة كافية فإن كمية الماء الممتصة نهائياً تكون واحدة . وقد وجد أن المعامل الحرارى لعملية امتصاص البذور للماء يكون قريباً جداً من الرقم ٢ الذى يساوى فى قيمته المعامل الحرارى للتفاعلات الكيماوية . ويبدو أنه أثناء الانبات تحدث بعض التغيرات الكيماوية فى المحتويات الغروية للبذرة تنشطها الحرارة علاوة على ما للحرارة من تأثير على تقليل درجة لزوجة الماء فتزداد درجة نفاذه إلى البذور كما يساعد رفع درجة الحرارة على تقليل مقاومة اختراق الجذير للقصرة .

ومما هو جدير بالملاحظة أن لكل نوع من البذور درجة حرارة صغرى إذا انخفضت عنها فإنها لا تنبت ، كما أن لها درجة حرارة قصوى لا تنبت البذور إذا تعدتها لموت البروتوبلازم فوق هذه الدرجة . وبين هاتين الدرجتين توجد درجة الحرارة المثلى والتى عندها يبلغ الانبات والنمو أقصاه . وللمدة التى تتعرض فيها البذور لدرجات الحرارة العالية تأثير كبير على الانبات. فقد أوضح F. F. Blackman أن تعريض البذور أثناء انباتها لدرجة عالية من الحرارة قد يسرع فى عملية الانبات ولكن البذور النابتة سرعان ما تموت من تأثير الحرارة العالية . وعلى ذلك فيمكن تعريف درجة الحرارة المثلى بأنها أعلا درجة من الحرارة عندها يحدث الانبات بدون الاضرار بالبادرات مع مرور الوقت .

٣ — الضوء :

للبذور حساسية شديدة للضوء عند إنباتها ، وتنقسم البذور من هذه الناحية إلى ثلاثة أقسام : ـ

القسم الأول : وتسمى بذور هذا القسم « بالبذور الحساسة للضوء » « – Light sensitive seeds » وتتميز بذور هذا القسم بعدم قدرتها على الانبات إلا بعد تعريضها للضوء ولو لفترة قصيرة . ومن أمثلتها بذور شجرة عيد الميلاد Mistletoe وبعض أفراد العائلة *Crassulaceae* وغيرها .

القسم الثاني : وتسمى بذور هذا القسم « بالبذور الحساسة للظلام » « ب Dark sensitive seeds » ويلزم لإنبات بذور هذا القسم ألا تتعرض للضوء أثناء انباتها ومن أمثلتها بعض أفراد عائلة عرف الديك *Amarantaceae* والحبة السوداء *Nigella sativa* وبعض أنواع جنس البصل *Allium* .

القسم الثالث : ليس للضوء أو الظلام تأثير على إنبات بذور هذا القسم فهى تنبت فيهما على السواء . فمثلا بذور الدخان تنبت بنجاح عند تعريضها للضوء أو للظلام على حد سواء إلا أن الضوء يساعد على سرعة إنباتها .

ويبدو أن للحرارة تأثير معقد على حساسية البذور للضوء والظلام . ويمكن القول بأنه فى حدود درجات الحرارة المناسبة للإنبات تساعد درجات الحرارة العالية على إنبات البذور الحساسة للضوء فى الظلام كما تساعد درجات الحرارة المنخفضة على إنبات البذور الحساسة للظلام فى الضوء والجدول التالى [ماخوذ عن Stiles (١٩٣٦)] يبين هذه العلاقة .

طبيعة البذور	درجة الحرارة	النسبة المئوية للإنبات	
		فى الضوء	فى الظلام
حساسة للضوء	٢٠°م	٧٨,٠	٧,٥
	٣١°م	٦٧,٥	٥٣,٥
حساسة للظلام	٢١°م	١,٥	٧٤,٥
	١٠,٥°م	٨١,٥	٩١,٥

ويتأثر إنبات البذور الحساسة للضوء والظلام ببعض المواد الغذائية التي توجد في بيئة الإنبات . فمثلا إذا عوملت البذور الحساسة للضوء بالانزيمات البروتيوليتية أو أضيف إليها محلول غذائي يحتوى على النترات أو الأحماض المخففة جـــداً ($\frac{س}{٢٠٠}$ إلى $\frac{س}{١٠٠٠}$) فإن ذلك يساعد على الإنبات في الظلام. ويظهر أن للضوء والمواد الغذائية تأثيرات إضافية على الإنبات . والجدول الآتي يبين تأثير المحاليل الغذائية « محلول نوب » على إنبات بذور *Ranunculus scleratus* بمقارنته بالماء المقطر .

المحلول الغذائي	حالة الإضاءة	النسبة المئوية للإنبات
ماء مقطر	الظلام	٠,٧
« «	ضوء النهار	٢٨,٠
محلول نوب Knop	الظلام	٥٥,٠
« « «	ضوء النهار	٨٦,٠

وقد وضعت عدة نظريات لتوضيح تأثير الضوء على إنبات البذور الحساسة للضوء ولكن اتضح أن هذه النظريات لا تنطبق على جميع الحالات ، وأن للضوء تأثيرات مختلفة في الحالات المختلفة . فمثلا عند إنبات البذور الحساسة للضوء عند تعريضها له لفترة قصيرة فإن ذلك يسبب اطلاق بعض التفاعلات اللازمة لنجاح الإنبات . ويرى Crocker & Davis (١٩١٤) أنه في الحالات التي يكون لاستعمال الأحماض المخففة نفس تأثير الضوء أن كلا من الضوء والأحماض يغيران من طبيعة قصرة البذور فتجعلها أكثر نفاذية . ولإثبات ذلك أنه عند إزالة قصرات بذور النباتات الحساسة للضوء أمكن إنباتها في الظلام .

٤ — تركيز الأكسجين حول البذور :

تحتاج البذور إلى نسبة خاصة من الأكسجين لنجاح الإنبات . فإذا قلت هذه

النسبة أو انعدم الأكسجين فإن البذور لا تنبت . ولبذور النباتات المائية القدرة على الإنبات تحت سطح الماء لأنها تكون عادة دقيقة الحجم بحيث تجد كفايتها من الأكسجين القليل الذائب فى الماء إلا أنه إذا زيد تركيز الأكسجين فى الماء فإن نسبة انباتها تزداد .

بعض بذور النباتات المائية لا تنبت فى الماء المقطر حتى عند اذابة الأكسجين فى هذا الماء مثل بذور نباتات *Potamogeton, Alsima, Sagittaria* . الا أنه يمكن لمثل هذه البذور أن تنبت فى الماء إذا أضيف اليه بعض أنواع خاصة من البكتريا . والمعتقد أن هذه البكتريا تسبب حموضة أو قلوية بيئتها بما تفرزه من افرازات تسبب انبات هذه البذور . وقد أثبتت التجارب أنه عند استعمال الأحماض والقلويات بتركيزات منخفضة أمكن لهذه البذور أن تنبت فى الماء المقطر .

٥ — الحالة التى عليها البذور :

لوحظ أنه فى بعض البذور ـ رغم توفر جميع الشروط اللازمة لانباتها ـ أنها تعجز عن الانبات وتظل « كامنة » Dormant ويطلق على مثل هذه الحالة « الكمون » Dormancy وتظل البذور على هذه الحالة من الكمون فترة من الزمن تختلف حسب حالة البذور .

ويعزى كمون البذور إلى سببين :

الأول : أن يكون الجنين غير كامل التكوين كما فى حالة بعض أفراد جنس « الشقيق » *Ranunculus* ولا بد لكى تنبت هذه البذور بنجاح أن تمضى فترة من الوقت تسمى بفترة « بعد النضج » بعد انفصالها من نباتاتها حتى يكمل تكوين الجنين الناقص ويستعد للانبات فى الموسم التالى . أو يكون الجنين كامل الأعضاء ولكن ينقصه حدوث بعض التحولات فى غذائه المدخر حتى تصبح مستعدة لعمليات التحول الغذائى عند الإنبات . ويستغرق إتمام هذه التحولات بعض الوقت تنشط فيه الأنزيمات لتقوم بهذا التحول المطلوب . ويمكن تقصير هذه الفترة بتنشيط عمل هذه الأنزيمات بأن ترفع درجة حرارة هذه البذور الى الدرجة المناسبة لتنشيطها أو بمعاملة الأجنة ببعض الأحماض المخففة التى توفر الدرجة المناسبة من الحموضة لعمل الأنزيمات .

الثانى : أن تكون قصرات هذه البذور الكامنة من الصلابة بحيث لا تسمح للماء أو الغازات بالنفاذ منها بسهولة كما فى بعض نباتات العائلة البقولية Leguminoseae والشفوية Labiateae والخبازية Malvaceae . ولإسراع إنبات مثل هذه البذور فإنه يجب معاملتها بإحدى الطرق الآتية حتى يسهل وصول الماء والأكسجين إلى أجزاء الجنين :

١ ـ إما بإزالة كل القصرة أو بعضها إزالة ميكانيكية فتقصر المدة اللازمة للإنبات .

٢ ـ معاملة البذور معاملة خاصة بأحد الأحماض التى من شأنها أن تذيب القصرة أو تفككها بدون الإضرار بحيوية الجنين ـ ويستعمل لذلك حامض الكبريتيك بتركيزات خاصة ولمدد معلومة تختلف باختلاف نوع البذور ودرجة حساسيتها ، أو تعامل البذور بالحرارة أو البرودة أو ببعض الغازات الخاصة . فقد وجد أن غمر البذور ذات القصرات الصلبة فى ماء يغلى لمدة ٣٠ — ٦٠ ثانية ، بعد نقعها فى الماء البارد لمدة ١٢ ساعة يساعد كثيراً على سرعة إنباتها . وقد وجد أن تخزين البذور ذات القصرات الجافة فى درجة عالية من الرطوبة يساعد على إنباتها ، إلا أن ذلك يقلل من حيويتها .

التغيرات الكيماوية والحيوية التى تحدث عند انبات البذور :

تختزن البذور الغذاء فى أجزائها المختلفة على صورة مواد غذائية معقدة من المواد الكربوايدراتية والدهنية والأزوتية . وعند الإنبات تتحلل هذه المواد المعقدة إلى مركبات غذائية بسيطة ذائبة وتنتقل هذه المواد إلى مناطق النمو حيث تكون الحاجة إليها شديدة لتكوين الخلايا والأنسجة الجديدة ولتنتج كذلك الطاقة التى يستعملها النبات فى مرافقه الحيوية كما سبق أن ذكرنا فى التنفس .

ففى البذور النشوية ـ كالذرة والقمح مثلا ـ يتحلل النشاء إلى سكر الجلوكوز بواسطة أنزيم الأميليز ، ومن سكر الجلوكوز يتكون الفركتوز والسكروز . ويتحلل بعض هذا السكر الناتج إلى ثانى أكسيد الكربون والماء أثناء عملية التنفس ، أما الباقى فيستعمل فى بناء الجدر الخلوية ونكوين البروتوبلازم فى الخلايا والأنسجة

الجديدة ، وتختزن بذور البلح أغلب غذاءها المدخر على هيئة هيميسليولوز Hemicellulose وعند الإنبات يعمل أنزيم السايتيز Cytase على تحليله إلى السكريات الذائبة التى تستعمل فى بناء الخلايا والأعضاء الجديدة تماما كما يحدث عند انبات بذور الذرة والقمح .

أما البذور البروتينية — كبذور الترمس — فإنه عند إنباتها يتحلل البروتين بواسطة الأنزيمات البروتيوليتية إلى مركبات أزوتية ذائبة أهمها الأحماض الأمينية والأميدات ، ثم تنتقل هذه المركبات الأزوتية الذائبة إلى مناطق النمو والنشاط حيث يعاد بناؤها لتكون البروتينات والبروتوبلازم فى الخلايا الجديدة . وإذا لم تتوفر المادة الكربوايدراتية للتنفس فإن بعض الأحماض الأمينية تنزع منها المجموعة الأمينية وتؤكسد إلى ثانى أكسيد الكربون والماء أثناء التنفس .

وفى حالة البذور الزيتية — كبذور الخروع مثلا — فإن الدهن يتحلل بواسطة أنزيم اللايبيز Lipase إلى الجليسرين والأحماض الدهنية . أما السكريات فإنها تبدأ فى الظهور ويتزايد تركيزها فى خلايا البادرة أثناء تحلل هذه المركبات الدهنية . والمعتقد أن الجلسرين وبعض الأحماض الدهنية تتحول إلى سكريات أثناء الإنبات . ومما يعزز هذا الرأى تلك النتائج التى حصل عليها Stiles and Leach (١٩٣٣) أثناء دراستهما لمعامل التنفس أثناء إنبات هذه البذور . فقد لاحظا أنه فى أول الإنبات كان معامل التنفس (م . ت) مساويا للوحدة وبعد ٧ ساعات من بدء الإنبات أصبح ٠,٨ وأخذ (م . ت) بعد ذلك فى النقصان حتى أصبح ٠,٥ بعد ١٢٠ ساعة من بدء الإنبات واعقب ذلك إرتفاع آخر . وقد فسرت هذه التجارب على الوجه الآتى :

تحتوى بذور الخروع على حوالى ٢ ٪ مادة كربوايدراتية ، حوالى ٥٠ ٪ مادة دهنية كغذاء مدخر وعلى ذلك فإنه عند إنبات البذور استهلكت الكربوايدرات أولا فى التنفس وهذا هو السبب فى أن (م . ت) كان مساويا للوحدة . وبعد مضى ٧ ساعات وعندما أخذ تركيز الكربوايدرات فى القلة استعمل للنبات فى تنفسه بعض المادة الكربوايدراتية والدهنية وانخفض (م . ت) إلى ٠,٨ تقريبا . وعندما

استهلك السكر تماما فإن النبات استعمل المواد الدهنية فقط فى تنفسه وبلغ (م . ت) تبعاً لذلك ٠,٧ . بعد ذلك استعمل جانب من الغذاء الدهنى لتكوين السكريات . وحيث أن هذا التحول يقتضى استعمال بعض الأكسجين بدون خروج ما يعادله من ثانى أكسيد الكربون فإن معامل التنفس انخفض بدرجة كبيرة وأصبح ٠,٥ . وهى أقل كثيراً من معامل التنفس للمواد الدهنية .

والدهن فى بذور الخروع هو ثلاثى جلسيريد لحامض الريسينوليك Triglyceride of ricinolic acid (ك$_{٥٧}$ يد$_{١٠٤}$ ا$_{٩}$) وعند أكسدة هذا المركب أكسدة تامة أثناء عملية التنفس فإننا نحصل على :

٢ ك$_{٥٧}$ يد$_{١٠٤}$ ا$_{٩}$ + ١٥٧ ا$_{٢}$ ← ١١٤ ك ا$_{٢}$ + ١٠٤ يد$_{٢}$ ا

∴ معامل التنفس = $\frac{\text{ك ا}_{٢}}{\text{ا}_{٢}} = \frac{١١٤}{١٥٧} = ٠,٧٣$

أما إذا تحول هذا المركب الدهنى إلى سكريات فإننا نحصل على :

٢ ك$_{٥٧}$ يد$_{١٠٤}$ ا$_{٩}$ + ٤٣ ا$_{٢}$ ← ١٩ ك$_{٦}$ يد$_{١٢}$ ا$_{٦}$

فإذا استعمل النبات جزيئين من الدهن فى تنفسه مقابل تحويل جزيئين آخرين منه إلى مواد سكرية فإننا نحصل على معامل تنفس مساوياً $\frac{١١٤}{١٥٧ + ٤٣} = ٠,٥٧$

وهى تقارب قيمة معامل التنفس فى بذور الخروع فى المرحلة الأخيرة .

فترة حيوية البذور Life span of seeds

لبذور النباتات القدرة على تحمل الظروف غير الملائمة محتفظة بحيويتها مدة من الزمن تختلف باختلاف نوع البذور . ولكن إذا وضعت مدة طويلة فى هذه الظروف فإنها تفقد حيويتها تدريجياً وينتهى الأمر بموتها . فمثلا إذا لم تصادف بذور الصفصاف *Salix* بيئة رطبة لإنباتها بعد انتشارها مباشرة من ثمرتها فإنها بتعرضها للهواء الجاف تفقد حيويتها وتموت . بينما تحتفظ بذور الحور *Populus* بحيويتها عدة أسابيع . أما بذور البقوليات ففترة حيويتها طويلة وتقدر بأكثر من ١٥ سنة . ولبذور البقوليات قصرات سميكة غير منفذة للماء ، وربما لا تنفذ الغازات . وعلى العموم فإن حيوية البذور تأخذ فى القلة بمضى الزمن عند حفظها فى الهواء الجاف .

الباب الثاني عشر

النمـــو Growth

النمو هو الزيادة فى الوزن الجاف للنبات أو العضو النباتى . وقد تكون هذه الزيادة مصحوبة بزيادة فى الحجم . فإذا وضعت قطعة من الخشب فى الماء فإنها تزداد فى الحجم والوزن الرطب إلا أن هذه الزيادة تقف بعد مدة معينة فلا تعتبر الزيادة هنا دليلا على النمو إذ أن وزنها الجاف لم يزد ، وإذا ضربنا صفحاً عن التغير الكيماوى الذى ينشأ من نقع البذور فى الماء فى الفترة الأولى أثناء الإنبات فإن الزيادة الناشئة فى حجم ووزن البذور نتيجة لامتصاصها الماء لا تعتبر نمواً .

ويحدث عند إنبات البذور أن يزيد حجم البادرة بضع مرات عن حجم البذرة الأصلى ولكن عند تقدير المادة الجافة نلاحظ أنها فى البادرة أقل منها فى البذرة الأصلية . ذلك أن البذرة عند انباتها تمتص قدراً كبيراً من الماء ثم يبدأ التغير فى محتوياتها من الغذاء المدخر فيتحلل النشاء الى سكريات ، والمواد البروتينية الى مواد عضوية سهلة الذوبان . ومن هـــذه المواد البسيطة يكوّن النبات أعضاءه الجديدة ويستهلك جانباً من هذه المواد فى عمليات التنفس والتحول الغذائى وبذلك ينخفض الوزن الجاف للبادرة إلى ان تتمكن من تكوين مجموع جذرى فتمتص من التربة الماء والأملاح ويتكون لها المجموع الخضرى وتبدأ عمليات البناء . وعندما يزيد معدل البناء على ما يستهلك من المواد الغذائية فى عملية الهدم فإن الوزن الجاف للنبات يبدأ فى الزيادة .

ولكل نبات ما يسمى بدورة الحياة وهذه تختلف باختلاف نوع النباتات وتركيبها ففى النباتات وحيدة الخلية كالبكتريا او الفطر تبدأ دورة الحياة بخلية ناتجة من عملية الانقسام البسيط ثم تأخذ هذه الخلية فى الزياده والنمو إلى ان تتهيأ للانقسام وبذا

نكون قد أتمت دورة حياتها فى مدة قصيرة ، وقد قدرت المدة اللازمة لنمو خلية فطر الخميرة واستعدادها للانقسام بساعة واحدة،وقدر ما ينتج من خلية واحدة من خلايا فطر الخميرة فى مدة ٢٤ ساعة إذا توافرت لها جميع الشروط اللازمة بمليون ونصف مليون خلية فطرية .

أما فى النباتات الخضراء الراقية فإن الأمر يختلف عن ذلك اختلافاً كبيراً . فتبدأ دورة الحياة باكتمال تكوين الجنين بالبذور . وعندما تتكون البذور فإنه يلزمها فترة من الزمن تسمى فترة السكون ،تستعد أثناءها البذرة ليتم تكونها فإذا ما توفرت لها الظروف المناسبة للإنبات فإنها تنبت إلى بادرة ويكون النمو هنا على حساب ما كان مدخراً من مواد غذائية داخل أجزاء الجنين أو خارجة كما أوضحنا إلى أن تحصل الزيادة فى الوزن الجاف . وتعتبر البادرة نباتاً كاملا إلا أنه خال من الزهرة . ثم تأخذ البادرة فى النمو فيتكون المجموع الجذرى للنبات والمجموع الخضرى بأوراقه وأفرعه. وبذا تتم مرحلة النمو الخضرى فى النبات . ويعقب ذلك مرحلة الإزهار والإثمار ، وعندما تتلقح الزهرة وتخصب البويضات يبدأ تكوين البذور والثمار وعندها تنتهى دورة حياة النبات الراقى .

ونمو الخلية سواء كانت الخلية نباتاً مفرداً أو خلية من خلايا نسيج النبات الراقى ما هو إلا محصلة لعمليات التحول الغذائى ، فإذا كان معدل البناء يفوق معدل الهدم فإن الخلية تزداد فى الحجم والوزن معاً . وقد وجد أن معدل البناء فى الخلايا النامية يساوى أضعاف ما يستهلك بها أثناء عمليات الهدم .

وتمر الخلية أثناء نموها على مراحل متتالية . ففى المرحلة المرسيتمية لا يصحب تكون الخلايا زيادة فى حجمها أو وزنها بل يقتصر الأمر على زيادة العدد ثم تلى ذلك مرحلة الزيادة فى الحجم وهنا تبدأ الخلية فى الامتصاص فتمتص الماء والأملاح ويكون نتيجة ذلك تكوين الفجوات الصغيرة التى سرعان ما تتجمع وتتحد مكونة فجوة كبيرة تحتل مركز الخلية ويدفع السيتوبلازم فيلتصق بالجدار الخلوى ويبطنه ويصحب ذلك زيادة فى وزن وحجم الخلية نتيجة لامتصاصها الماء . وعندما تصل

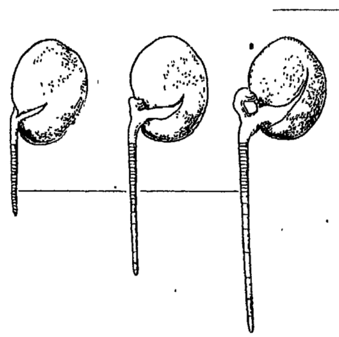
الخلية الى هذه المرحلة من مراحل النمو فإنها تأخذ فى التخصص حسب الوظيفة التى يتهيأ لها . فإذا كانت خلية من خلايا الخشب فإنه يختلط بجدارها مادة اللجنين وتزول الجدر التى ما بين الخلايا وتتصل ببعضها وتكون وعاء الخشب وتصبح خلية ميتة . أما إذا تخصصت لتكون احدى خلايا البشرة فإنها تأخذ وضعاً متراصاً قائم الأضلاع تقريباً وتتغطى بشرتها العليا بمواد شمعية أو كيوتينية وهكذا حسب نوع التخصص. وهنا تكون الزيادة فى الوزن راجعة الى ما يضاف الى هـذه الخلايا من مواد تزيد من وزنها .

قياس النمو :

لقياس النمو طرق كثيرة وتتوقف الطريقة التى تستعمل لقياس النمو على نوع العضو النامى وطبيعة نموه . وفيما يلى الطرق الأكثر شيوعا فى قياسه .

١ — قياس النمو فى أطراف الجذور :

لإظهار منطقة النمو فى الجذور والسيقان تتبع طريقة وضع علامات ثابتة بالحبر الصينى على أطرافها على مسافات متساوية ويلاحظ بين آن وآخر الزيادة التى بين العلامات. وتوضح هذه الطريقة مناطق النمو بالضبط . فنلاحظ أنها تقع فى الجذر على مسافة صغيرة من طرفه . فإذا قسم طرف الجذر فى بادرة الفول إلى أقسام كل قسم يساوى ملليمتر واحد ، وترك لمدة يوم أو اثنين بعد إحاطة الجذر بقطعة مبللة من القطن فإننا نلاحظ أن الملليمترات السبعة أو الثمانية الأولى زادت فى الطول زيادة واضحة بينما لم تزد الملليمترات الباقية كثيراً (شكل ٤٩) .



(شكل ٤٩)
منطقة النمو فى الجذر (عن توماس)

٢ — طريقه الميكروسكوب العادى :

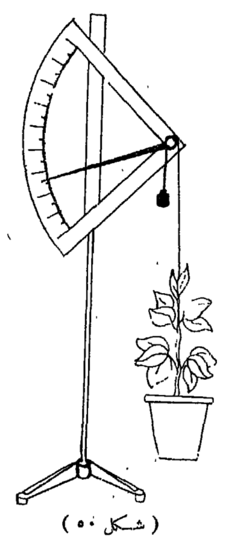
تستعمل هذه الطريقة فى قياس نمو خلايا الفطر والبكتريا ووحدة القياس هنا الميكرون . وتستعمل فى مثل هذا الميكروسكوب عينية خاصة مدرجة .

٣ — طريقة الميكروسكوب الأفقى :

يختلف هذ الميكروسكوب عن الميكروسكوب العادى فى أن له قائماً رأسياً وعلى طرفه العلوى أنبوبة معدنيـــة تشابه أنبوبة الميكروسكوب العادى وله عينية ميكرومترية ، ويتحرك الميكروسكوب فى وضع رأسى وأفقى . ولقياس النمو فى الجذر مثلا بهذا الميكروسكوب تثبت البادرة فى وضع رأسى وينظر فى عينية الميكروسكوب وتحرك ضوابطه حتى يظهر طرف الجذر فى بؤرة الإبصار ثم يترك بعض الزمن ويعاد ضبط الميكروسكوب ثم تقدر المسافة التى زادتها القمة النامية . وعند معرفة قوة تكبير الميكروسكوب يمكن حساب الزيادة التى حدثت فى النمو .

٤ — طريقة القوس المدرج :

لهذا الجهاز أشكال متعددة أبسطها الموضح فى (شكل ٥٠) ويتركب من حامل رأسى عليه قوس مدرج من الخشب أو المعدن ويتحرك على التدريج مؤشر يرتكز فى مركز القوس المدرج ويتصل مركزه ببكرة . ولقياس النمو فى القمة النامية للساق مثلا يحضر نبات نام فى أصيص ويربط طرف قمته النامية بخيط غير قابل للاستطالة ويلف الخيط حول البكرة المتصلة بالمؤشر لفة واحدة ويوضع فى طرف الخيط الآخر ثقل مناسب ليجعل الخيط



(شكل ٥٠)

مشدوداً . ثم تؤخذ قراءة المؤشر على القوس المدرج . ويترك الجهاز بعض الوقت فعند استطالة طرف الساق النامية فإن ذلك يسبب حركة القوس إلى أسفل . ومن قراءة الزاوية الناتجة من تحرك القوس يمكن حساب الزيادة التى حدثت .

وهناك جهاز يسمى بالأوجزانومتر المسجل Self - recording auxanometer (شكل ٥١) . وهنا يستعاض عن القوس باسطوانة رأسية تغطى بطبقة من السناج أو تلف بورقة مغطاة بالسناج وتتحرك الأسطوانة بواسطة جهاز ساعة متصل بها من القاعدة ، ويمكن ضبط جهاز الساعة لكى يحرك الاسطوانة حركة أفقية كل ربع أو نصف ساعة أو كل ساعة . وفى نهاية التجربة نحصل على خطوط أفقية متتابعة تمثل البعد بين الخط والخط الزيادة فى النمو مكبرة بواسطة الرافعة . ويمكن حساب الزيادة الحقيقية من قياس طول ذراعى الرافعة ومعرفة المسافة بين كل خطين .

فإذا رمزنا لطول الذراع القصيرة بالرمز ل والذراع الطويلة بالرمز لَ وللزيادة

(شكل ٥١)

الأوجزانومتر المسجل (عن توماس)

الحقيقية بالرمز ز وللزيادة المكبرة بالرمز زَ فإن $\frac{ز}{زَ} = \frac{ل}{لَ}$

٥ — طريقة البلانيميتر Planimeter :

ويستعمل هذا الجهاز لقياس مساحة الأوراق وتقدير الزيادة فى مساحتها نتيجة لنموها بعد فترة معينة من الزمن تحت ظرف من الظروف . والطريقة أن توضع الورقة النباتية على ورقة بيضاء وتحدد حافتها برسمها على الورقة ثم تزال ورقة النبات وتقاس مساحة الورقة المرسومة بواسطة البلانيميتر .

٦ — طريقة تقدير الزيادة فى الوزن الجاف :

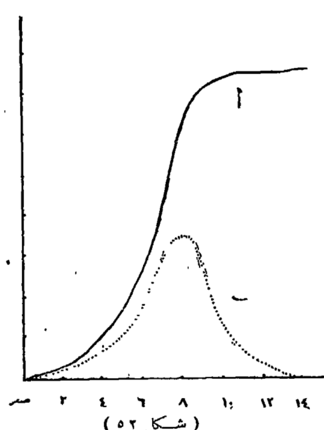
لتتبع الزيادة فى الوزن الجاف لنبات ما لا بد من استعمال طائفه متماثلة من هذه النباتات يؤخذ منها على فترات عدد معين ويجفف فى الفرن على ١٠٥°م حتى يثبت الوزن ثم يقدر الوزن الجاف للعينات المتتالية . وباستعمال طرق الإحصاء يمكن إيجاد معدل الزيادة فى النباتات المستعملة .

فترة النمو الكبرى Grand period of growth

إذا فحصنا النمو لأى نبات أو أى عضو نباتى باستعمال أحد الأجهزة السابق ذكرها فإنا نلاحظ أن النمو لا يكون منتظما بدرجة واحدة طول فترة حياته . فكل نبات وكل عضو وكل خلية تمر على فترات ثلاث أثناء نموها . وقد شرح ساكس مراحل نمو النبات أو العضو النباتى فيما سماه قانون فترة النمو الكبرى . ويكون معدل النمو بطيئاً فى الفترة الأولى ويسرع فى الفترة الثانية حتى يصل الى أقصاه ثم يأخذ فى النقصان فى الفترة الثالثة أو يتلاشى نهائياً وعند ذلك يقف النمو . والجدول الآتى يبين مقاومة ومعدل النمو فى ساق البسلة :

الزمن	طول الساق بالمليمتر	مقدار النمو بالمليمتر	معدل النمو بالمليمتر (الوحدة الزمنية يومان)
ساعة الابتداء	٦٥,٢	—	—
بعد يومين	٥٦,٤	١,٢	١,٢
« ٤ أيام	٦٨,٩	٣,٧	٢,٥
« ٦ «	٧٥,٩	١٠,٧	٧,٠
« ٨ «	٨٩,٩	٢٤,٧	١٤,٠
« ١٠ «	٩٤,٩	٢٩,٧	٥,٠
« ١٢ يوما	٩٦,٤	٣١,٢	١,٥

والرسم البيانى الموضح فى (شكل ٥٢) فيه يمثل المنحنى ا نمو الساق بالمليمتر ويمثل المنحنى ب معدل النمو بالمليمتر. وبدراسة المنحنى ب نشاهد أن النمو يبدأ قليلا فى اليومين الأولين ثم يزداد بسرعة حتى يبلغ أقصاه فى اليوم الثامن وبعدها يأخذ فى النقص التدريجى حتى يتلاشى معدل النمو تماما فى اليوم الرابع عشر . أما المنحنى ا فيمثل الزيادة اليومية بالمليمتر فى طول الساق أثناء نموها، ومنه يلاحظ أن الزيادة فى اليومين الأولين كانت قليلة ثم أخذت الساق فى الاستطالة السريعة حتى اليوم العاشر.



(شكل ٥٢)

يمثل المنحنى ا نمو الساق بالمليمتر
« « ب معدل النمو بالمليمتر

«وابتداء من اليوم العاشر لم تحدث أى زيادة تذكر فى الطول حتى نهاية التجربة .

العوامل التى تؤثر فى النمو :

يحتاج النبات النامى إلى قدر كاف من الماء والأملاح المعدنية ودرجة ملائمة من الحرارة وقدر كاف من الأكسجين . ويعتبر الضوء من أهم العوامل اللازمة للنمو . ففى غيابه يعجز النبات تماماً عن تكوين المادة الخضراء وتستطيل الساق وتكون سلامياتها طويلة ، وتقل كثيراً مساحة نصل الأوراق ، ويضعف تكوين الخشب ، وتصبح السوق رخوة عصارية ضعيفة ويوصف النبات فى هذه الحالة بأنه Etiolated.

وبالإضافة إلى أهمية الضوء فى تكوين المادة الخضراء فإنه يبدو أن له أثراً مباشراً على نمو الخلايا . وكما سيأتى ذكره ، فإن للضوء تأثيراً على توزيع هرمونات النمو على الخلايا كما أنه يسبب حساسية هذه الخلايا للهرمونات . ولا تخفى أهمية الضوء فى زيادة نفاذية البروتوبلازم فتسهل عملية الانتقال لإمداد مناطق النمو بما يلزمها من مواد غذائية .

طور الأزهار فى النباتات :

يرى Lysenko (١٩٢٨ — ١٩٣٧) أنه يلزم لكى تتم النباتات الحولية دورة حياتها أن تمر على فترتين يختلفان عن بعضهما تمام الاختلاف . وقد سميت الفترة الأولى بالفترة الحرارية . والفترة الثانية بالفترة الضوئية . ويلزم لكى يمر النبات فى الفترة الضوئية أن يستكمل الفترة الحرارية .

١ — الفترة الحرارية The thermo-stage

من الجائز أن يمر النبات فى هذه الفترة الحرارية دون أن يحدث تغير يذكر فى شكله العام . ومما يسرع هذه الفترة فى النباتات الشتوية إنخفاض درجة الحرارة عن حد أعلى . فإذا زادت الدرجة عن هذا الحد الأعلى فإن الفترة الحرارية لا تبدأ فى النبات ويظل النبات عقيما ولا يمكن للنبات تحت هذه الظروف أن يبدأ الفترة الثانية التى يتم فيها الإزهار إلا إذا استكمل هذه الفترة الأولى . وقد أمكن بعد دراسة عوامل البيئة اللازمة لبدء وإسراع الفترة الأولى إستكمال هذه الفترة فى البذور أثناء

إنباتها إنباتاً بطيئاً قبل بذرها . فعند بذر هذه البذور المعاملة فإنها تبدأ فى الحال فى دخول الفترة الثانية وبذا تقل فترة النمو الخضرى فيها الى أقل مدة ممكنة . وقد سميت هذه المعاملة التى من شأنها أن تقلل فترة النمو الخضرى ، مما يؤدى الى اسراع التزهير فى النباتات ، بالارتباع Vernalization

العوامل التى تؤدى الى نجاح الارتباع :

ا — درجة الحرارة : تحتاج النباتات الشتوية كبعض نباتات الحبوب الى درجة منخفضة من الحرارة نسبياً بينما تحتاج النباتات الصيفية كالقطن والذرة الى درجات مرتفعة من الحرارة . وعلى العموم فإنه مما يسرع عملية الارتباع أن تكون درجة الحرارة قريبة من الدرجة المثلى . فقد لاحظ Lysenko (١٩٣٧) أن نبات القمح استكمل فترته الأولى فى مدة ٤٠ يوماً عندما استعملت درجة حرارة من صفر — ٢°م بينما احتاجت النباتات الى ١٢٠ يوماً عندما كانت درجة الحرارة ١٧°م . وعندما رفعت درجة الحرارة عن ذلك أو خفضت عن درجة الصفر فإن عملية الارتباع وقفت تماماً .

ب — المحتوى المائى للبذور : لا تحدث عملية الارتباع فى البذور ما لم يبدأ جنينها فى النمو . ويحدث هذا النمو فى الجنين دون أن يبدو على البذرة تغير يذكر . ويمكن تنبيه هذا الجنين الساكن ليبدأ نشاطه ونموه بنقع البذور فى الماء . ويحدث الارتباع عندما تحتوى البذور على قدر من الماء كاف لبدء الانبات . ولا يصح أن يقل المحتوى المائى للبذور عن ٥٠ ٪ من وزن البذور الجافة فى الهواء .

الا أنه ليس من السهل المحافظة على هذه النسبة من الرطوبة فى البذور فإنها تأخذ فى القلة أثناء عملية الارتباع . غير أنه يمكن التغلب على هذه الصعوبة بإجراء العملية على البادرات أثناء زراعتها . ولكنها طريقة ليست عملية لأنه ليس من الممكن التحكم فى درجة حرارة الجو . وقد تمكن Gregory (١٩٣٦) من إحداث عملية الارتباع فى البذور أثناء نضجها وهى متصلة بالنبات الأصلى .

حـ — تركيز الأكسجين : ثبت من تجارب Gregory (١٩٣٦) أنه إذا حفظت البذور المعاملة بمعزل عن الأكسجين فإنه لا تحدث بها عملية الارتباع رغم توافر الشروط الأخرى من حرارة ورطوبة . وقد وجد Eremenko (١٩٣٥) أنه كلما زاد تركيز الأكسجين حول البذور أسرعت عملية الارتباع .

٢ — الفترةالضوئية The photo - stage :

أوضح Lysenko أن الفترة الأولى تحتاج إلى درجة منخفضة من الحرارة فى النباتات الشتوية وأنه يلزم للفترة الثانية درجة مرتفعة من الحرارة .

وتتأثر الفترة الثانية بزيادة ساعات النهار. فعندما زرعت بذور القمح المعاملة وغير المعاملة فى درجة مرتفعة من الحرارة وعرضت بعضها للاضاءة لمدة ١٠ ساعات والأخرى للاضاءة المستمرة فإن النباتات المعاملة والتى عرضت للاضاءة المستمرة هى التى أخرجت السنابل . وفى تجربة أخرى زرعت بذور القمح المعاملة وأضيئت لمدة ٢٠ يوماً إضاءة مستمرة نقلت بعدها إلى اضاءة قدرها ١٠ ساعات فى اليوم فلوحظ أنها أخرجت سنابلها بنفس السرعة التى أخرجت فيها النباتات المعرضة للاضاءة المستمرة سنابلها أثناء نموها الخضرى .

أما بالنسبة لنباتات الصيف فإنه يلزمها ساعات إضاءة قليلة وبعبارة أخرى يناسبها النهار القصير والمثل الآتى يوضح هذه الظاهرة فى نبات فول الصويا (الصينى) :

زرعت البذور فى يوم ٨ مايو وظهرت البادرة فوق سطح الأرض فى يوم ١٧ مايو . وفى يوم ٢٠ مايو وضعت مجموعة من البادرات فى ٧ ساعات اضاءة يومية وأزهرت نباتات هذه المجموعة فى ١٠ يونيو ، ووصل طول النبات ٨ بوصات. وعندما عرضت نباتات المجموعة الثانية إلى اضاءة يومية قدرها ١٤ ساعة أزهرت فى ٢١ يونيو وبلغ ارتفاعها ٤٥ بوصة . وعند تعريض مجموعة ثالثة من البادرات إلى فترة اضاءة أطول فإنها استمرت فى النمو الخضرى ولم تزهر اطلاقاً . وعلى ذلك فإنه يمكن بتنظيم الإضاءة اليومية الحصول على نمو خضرى جيد مع ازهار مبكر . يتضح مما سبق أن عملية الارتباع وحدها لا تكفى لكى تثمر النباتات وأنه يلزم للنباتات المعاملة والتى اجتازت الفترة الأولى درجة من الحرارة وفترة ضوئية مناسبة حتى يمكنها أن تثمر .

الباب الثالث عشر

الهرمونات النباتية

Plant Hormones

تاريخها وطرق استخلاصها :

منذ أكثر من ٦٠ عاماً أشار ساكس إلى وجود « مادة معينة » تسبب نشاط خلايا النبات إذا استعملت بكميات ضئيلة جداً. ثم اكتشفت الهرمونات فى الحيوان بعد ٢٥ عاماً من ذلك التاريخ . واقتضى الأمر ٢٥ عاماً أخرى لكى يحقق النباتيون ما تخيله ساكس وتنبأ به ، وقد سميت هذه الهرمونات النباتية بمواد النمو وسميت كيماوياً بالأوكسينات Auxins .

والمقصود بالهرمونات أنها مادة تفرز فى عضو ما من أعضاء النبات وتنتقل هذه المادة إلى عضو آخر حيث تقوم ببعض العمليات الفسيولوجية .

ومما أثبت وجود هـــذه الهرمونات النباتية تلك الأبحاث التى قام بها Boysen - Jensen (١٩١٠) الذى لاحظ أنه عند ازالة الغلاف الورقى لبادرات الشوفان سبب ذلك وقف نموها ولم تستطل السويقة ، وعند اعادة وضع القمةالورقية المفصولة أخذت الساق فى النمو ثانية . وقد حدث نفس التأثير حتى عند وضع طبقة من الجيلاتين بين القمة الورقية المفصولة وسويقتها .

وفى عام (١٩١٤) ، (١٩١٨) حصل Paàl على نتائج مشابهة للنتائج السابقة . وأضاف الى ذلك أنه عند فصل القمة الورقية ثم اعادة وضعها وضعاً غير مركزى سبب ذلك زيادة نمو السويقة فى الجانب الذى وضعت فوقه القمة المفصولة وانحنت الساق نتيجة لإحداث النمو الغير متعادل على جانبي السويقة وذلك لما أفرزته القمة

المفصولة من مادة للنمو انتشرت منها إلى الخلايا التى أسفلها فسببت نموها بمعدل أكبر من الخلايا الأخرى فى النصف الآخر من السويقة ونتج عن ذلك حدوث الانحناء .

وقد استفاد F. W. Went (١٩٢٦) ، (١٩٢٨) من نتائج الأبحاث السابقة فيما يختص بانتشار مادة النمو من خلايا النبات إلى الجيلاتين أو الآجار ، فقام بفصل عدد معين من قمم الأغلفة الورقية ثم وضعها على طبقة رقيقة من الآجار فانتشرت مادة النمو من هذه القمم اليها ، وبعد ساعتين أزيلت القمم من فوق طبقة الآجار ثم قسمت إلى أقسام صغيرة متساوية (شكل ٥٣) . وعندما وضعت قطعة من هذا الآجار مكان إحدى القمم المفصولة فى احدى البادرات وضعاً غير مركزى انحنت السويقة انحناءاً ظاهراً وكان هذا الانحناء متناسباً مع تركيز مادة النمو فى قطعة الآجار.

(شكل ٥٣)
استخلاص مادة النمو بطريقة (Went)

وقد استعملت وحدات مختلفة لتقدير درجة تركيز مادة النمو . فاستعمل Went ما سماه بالوحدة الشوفانية Avena unit . وتعريف الوحـــدة الشوفانية هى كمية الأوكسين الموجودة فى قطعة من الآجار أبعادها ٢ × ٢ × ٠,٥ ملليمتر وتركيز الآجار فيها ٣ ٪ التى فى درجة ٢٢°م وفى مدة ساعتين تحدث انحناءاً قدره ١٠ درجات عند وضعها وضعاً غير مركزى على سويقة بادرة الشوفان بعد ازالة قمة غلافها الورقى .

وهذه الطريقة فى جمع مادة النمو من القمم المفصولة تبين ما انتشر منها فقط فى طبقة الآجار . إلا أن ذلك لا يعنى استخلاص جميع مادة النمو من القمم المفصولة ، فقد يبقى بعضها فى القمة مرتبطاً بها بطريقة ما مما لا يمكن حسابه فى طريقة تقدير درجة تركيز الهرمونات بها .

وقد استنبط Thimann (١٩٣٤) طريقة كيماوية لاستخلاص مادة النمو وقام Boysen Jensen (١٩٣٦) بإدخال بعض التعديلات عليها. وتتلخص الطريقة فى قتل وطحن النسيج النباتى طحناً تاماً مع اضافة كمية قليلة من الكلوروفورم المحمض بحامض الكلوردريك ١,٠ أساسى بحيث تكون نسبة الكلوروفورم إلى حامض الكلوردريك ٥ : ١ وتترك طول الليل ثم ترشح ، ويحتوى المترشح على مادة النمو التى يمكن تخليصها من الكلوروفورم واعادة اذابتها فى الأثير بشرط أن يكون خالياً من فوق الأكسيد.

كيمياء مادة النمو :

قام كثير من الباحثين بدراسة كيمياء مادة النمو. ففى عام (١٩٣٢ — ١٩٣٥) تمكن Kogl ومعاونوه من عزل ثلاثة مواد للنمو على حالة بلورية. وقد أمكن تحضير مركبين من هذه المواد من النباتات الراقية وقد سميت «أوكسين ا» و« أوكسين ب» بينما أمكن تحضير مادة النمو الثالثة من الكائنات الحية الدقيقة والفطريات وسميت «هيترو أوكسين».

أوكسين ا .Auxin a ك$_{١٨}$ يد$_{٣٢}$ أ$_{٥}$

الوزن الجزيئى = ٣٢٨

أوكسين ب .Auxin b ك$_{١٨}$ يد$_{٣٠}$ أ$_{٤}$

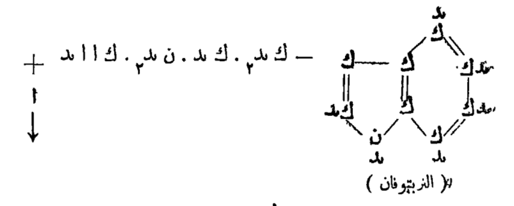
الوزن الجزيئى = ٣١٠

هيترو أوكسين Hetero - auxin

الوزن الجزيئى = ١٧٥

ومن خواص أوكسين (ا) أنه يتلف أو يقل نشاطه عند معاملته بالقلويات ، أما الأحماض فلا تؤثر على نشاطه أو خواصه ، وأوكسين (ب) يتأثر عند معاملته بالأحماض أو القلويات فيقل نشاطه .

والهيترو أوكسين من الوجهة الكيماوية هو بيتا أندول حامض الخليك B - indol acetic acid وينتج من أكسدة ونزع مجموعة النشادر Oxidative deamination من الحامض الأمينى « تربتوفان » . وتتوقف كمية الهيترو أوكسين الناتجة على درجة تركيز التربتوفان الموجود فى البيئة الغذائية كما يتوقف أيضاً على درجة التهوية .



ـ كيد٢ . ك ا . ك اا يد + ن يد٣

+
ا

ـ كيد٢ ـ ك اا يد + ك ا٢

(الهيترو أوكسين)

وليس للهيترو أوكسين المستخلص من الكائنات الحية الدقيقة تأثير على نموها وكذلك الحال فى اوكسين ا ، اوكسين ب ، بينما للهيترو أوكسين أثر كبير فى تنظيم النمو فى النباتات الراقية تماما كما يؤثر كل من اوكسين ا ، ب . ويفقد الهيترو أوكسين نشاطه تماما عند معاملته بالأحماض . أما القلويات فلا تؤثر على نشاطه على العكس تماما من اوكسين ا .

وأوكسين ا هو حامض هيدروكسيلى واسمه الكيماوى حامض أوكسينتريوليك Ouxentriolic acid

وأوكسين ب هو حامض كيتونى واسمه حامض أوكسينولونيك Ouxenolonic acid

ويعتبر بول الإنسان والثدييات من أغنى المصادر التى تحضر منها الأوكسينات . فقد يحتوى المليجرام الواحد من مادته الجافة على ١٠٠٠ الى ٥٠٠٠ وحدة شوفانية . أما حبوب اللقاح والبذور فهى أغنى المصادر النباتية فى الأوكسينات .

أصول الأوكسينات :

فى عام (١٨٩٦) لاحظ Rothert أنه عند إزالة قمة السويقة فإنها تقف عن النمو ولكنها بعد مدة تستعيد قدرتها على النمو ثانية . وقد أسمى قمة البادرة فى الحالة الثانية « القمة الفسيولوجية » Phsyiological tip . وفى عام (١٩٢٦) قام Dolk بدراسة هذه الظاهرة دراسة وافية وأوضح أنه إذا أزيل طرف الغلاف الورقى للبادرة ثم قطعت أسطوانة أخرى من نفس الغلاف الورقى بعد مدة قصيرة ، وقدر ما تحتويه من الأوكسينات فإنها لا تكاد تحتوى على كمية تذكر من هذه الأوكسينات . أما اذا ترك الغلاف الورقى مدة كافية بعد إزالة طرفه ثم فصلت منه إسطوانة فإنه عند تقدير محتواها من الأوكسينات وجد أنها تحتوى على كمية كبيرة منها .. استنتج من هذه التجارب أن الغلاف الورقى الذى أزيل طرفه له القدرة على إنتاج كمية أخرى من الأوكسينات فى الخلايا الطرفية للقمة التى فصل طرفها . ويقوم طرف الغلاف الورقى الجديد بنفس العمل الفسيولوجى الذى كانت تقوم به القمة المفصولة ومن ذلك أطلق عليه « القمة الفسيولوجية » وهى القمة التى تجددت بعد الفصل .

وعندما أزال Skoog (١٩٣٧) الأندوسبرم من بعض البذور ثم أزال بعد أيام من إنباتها قمم أغلفتها الورقية فإنه لاحظ أن القمة الفسيولوجية لم تتجدد حتى بعد تركها مدة طويلة . وعندما أزال قمم بعض البادرات التى لم ينزع منها الأندوسبرم ثم وضع قطعاً من الآجار على سطح الأطراف المقطوعة ثم أزال هذه القطع بعد مدة من الزمن ووضعها وضعا غير مركزى على أطراف بادرات أخرى أزيل منها الأندوسبرم وأزيلت قممها ، لم يحدث انحناء لهذه السويقات فى أول الأمر ، ولكن بعد مضى ساعتين بدأ الانحناء وأخذ فى الزيادة . وقد فسرت هذه الظاهرة بأن قطع الآجار لا بد أنها احتوت على مادة غير فعالة فى أول الأمر ثم تحولت تدريجياً إلى مادة اوكسينية نشطة .

ويمكن تلخيص هذه الملاحظات والنتائج فيما يلى :

تتكون الأوكسينات فى القمم الحقيقية أو القمم الفسيولوجية من أصل غير

نشط يتكون فى اندوسبرم البذرة ، ثم ينقل هذا الأصل Precursor بصورته الغير نشطة ولا يتحول الى الأوكسين النشط إلا بعد وصوله الى القمة .

انتقال الأوكسينات

سبق أن أوضحنا أن الأوكسينات تتكون فى القمم النامية ثم تنتشر إلى أسفل فى اتجاه قاعدى . وفى عام (١٩٣٨) اجرى Beyer التجربة الآتية :

فصل قمم الأغلفة الورقية لبعض بادرات الشوفان ثم قسمها الى مجموعتين ثم وضع بين القمم المفصولة وبين اطرافها المقطوعة اسطوانات من الأغلفة الورقية بوضعها الطبيعى على النبات فى إحدى المجموعتين . ووضع هذه الاسطوانات بوضع مقلوب فى المجموعة الثانية . فلاحظ بعد مضى الوقت ان الأوكسينات امكنها ان تنتشر خلال الاسطوانات الموضوعة وضعاً طبيعيا وسببت زيادة نمو السويقة بينما لم تتمكن من الانتشار خلال الاسطوانات المقلوبة ووقف نمو سويقاتها لعدم وصول الهرمونات الى اطرافها النامية . والذى تدل عليه هـــذه التجربة هو ان انتقال الأوكسينات يكون قطبيا Polar .

ومما يعزز قطبية انتقال الأوكسينات تلك التجربة التى أجراها Van der Weij (١٩٣٢ — ١٩٣٤) وفيها أحضر اسطوانة مقطوعة من غلاف ورقى ووضعها بين قطعتين من الآجار تحتوى إحداهما على اوكسين ولا تحتوى الأخرى على شىء منه ، فلاحظ أن الأوكسين لم ينتقل الى اسطوانة الغلاف الورقى إلا عندما كانت قطعة الآجار المحتوية عليه موضوعة وضعا مورفولوجيا على قمة الغلاف الورقى أى أعلاه .

وعند إحاطة اسطوانات الأغلفة الورقية المستعملة فى التجربة السابقة ببخار الأثير ، فإن انتقال الأوكسينات لم يتبع الطريقة القطبية بل كان انتقالها خاضعاً لقوانين الانتشار العادية . ولكن عند تهوية الاسطوانة تهوية جيدة عاد انتقال الأوكسين الى ما كان عليه أى أنه أصبح قطبيا مرة أخرى .

الاوكسينات ونمو السويقات :

تنمو السويقات والأغلفة الورقية بمعدل أكبر قرب أوساطها . ويعزو Went

(١٩٢٨ — ١٩٣٥) اختلاف النمو فى أجزاء السويقة الى عاملين : الأول هو حركة الأوكسينات من القمة الى أسفل والثانى هو العامل الغذائى وهو حركة الموادالغذائية من أسفل (من البذرة) الى أعلا . فبينما يقل تأثير العامل الأول على نمو الخلايا كلما ابتعدنا عن القمة ، يقل تأثير الثانى كلما ابتعدنا عن القاعدة . فى المنطقة الطرفية يعتمد النمو على وجود الأوكسينات وحدها بتركيزات زائدة . أما فى المنطقة القاعدية فإن النمو يعتمد على وفرة المادة الغذائية لأن تركيز الأوكسينات فيها يكون ضئيلا . أما المنطقة الوسطية فإنها تتلقى إمدادات كافية من كل من الأوكسينات (من أعلا) والمادة الغذائية (من أسفل) ولذلك يزيد معدل نموها .

الاوكسينات ونمو الجذور :

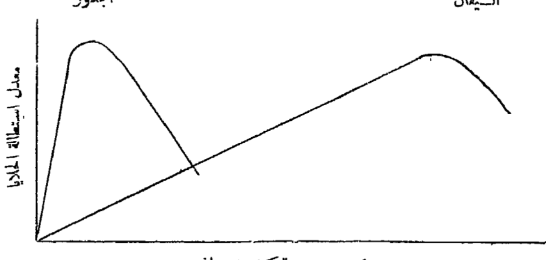
لوحظ أنه عند إنماء جذور بادرات الشوفان فى محاليل تحتوى على الأوكسينات أن معدل نموها نقص بدرجة ملحوظة .

ولاحظ Cholodny (١٩٢٤ — ١٩٢٦) أنه عند فصل الأطراف النامية للجذور ، ساعد ذلك كثيراً فى معدل استطالتها . وعندما أعاد الأطراف المفصولة الى أماكنها أدى ذلك الى تأخر استطالتها . من ذلك يظهر أن تأثير الأوكسينات على نمو الجذور عكس تأثيرها على نمو الأغلفه الورقية والسويقات .

وتحتوى أطراف الجذور على كمية من الأوكسينات أقل كثيراً مما تحتويه الأغلفة الورقية منها . وقد أخفق كثير من الباحثين فى الحصول على أى كمية من الأوكسينات من أطراف الجذور . وفى عام (١٩٣٣) نجح Boysen - Jensen فى استخلاص الأوكسينات من أطراف الجذور باستعمال قطع الآجار المضاف اليه بعض السكر . ويظهر أن استعمال السكر قد ساعد على استخلاص الأوكسينات بطريقين : الأول وهو زيادة الضغط الأزموزى لقطع الآجار مما أدى الى سرعة انتشار الأوكسينات من أطراف الجذور . والثانى بطريق تغذية الجذور بالمادة السكرية مما أدى الى سهولة استخلاص الأوكسينات .

التأثيرات المختلفة للأوكسينات على الجذور والأغلفة الورقية :

سبق أن أوضحنا أن تأثير الأوكسينات فى نمو الجذور يغاير تأثيرها فى نمو الأغلفة الورقية والسويقات . وقد فسر Boysen - Jensen (١٩٣٦) هذه الظاهرة بأن افترض أن التركيزات المنخفضة من الأوكسينات تسبب استطالة الخلايا ، بينما تحدث



(شكل ٥٤) تركيز مادة النمو

العلاقة بين تركيز الأوكسين وأثره فى استطالة الخلايا فى كل من الجذر والساق

التركيزات العالية منها عكس التأثير . وأن التركيزات المثلى لنمو الجذور تكون منخفضة جداً إذا قيست بالتركيزات المثلى اللازمة لنمو الأغلفة الورقية والسويقات . والرسم الموضح فى (شكل ٥٤) يوضح هذه العلاقة .

ومما أيد صحة هذا الفرض تلك الأبحاث التى أجراها Amlong (١٩٣٦) حينما أزال أطراف جذور الفول النامية وأمد الأجزاء الباقية من الجذور بتركيزات منخفضة جداً من الاوكسينات مما أدى الى اضطراد نموها .

وعندما أزال Thimann & Schneider (١٩٣٨) أطراف الاغلفة الورقية لبادرات الشوفان ثم أضيفت الاوكسينات إلى الاجزاء الباقية بعد القطع بتركيزات مختلفة ، لاحظ أنه كلما زاد تركيز الاوكسينات أدى ذلك الى زيادة معدل استطالة الخلايا . وبلغت الزيادة أقصاها عندما كان تركيز الاوكسين ١٠ مليجرامات فى اللتر . وأدت الزيادة فى التركيز عن هذا الحد الى إبطاء النمو وكذا إلى قلة استطالة الخلايا .

بعض ظواهر نشاط الاوكسينات :

١ — زيادة استطالة الخلايا :

ليس من المعروف على وجه التحقيق الدور الذى تلعبه الأوكسينات فى استطالة الخلايا ويرى البعض أن ذلك راجع إلى زيادة انتاج الخلايا لمادة الجدار .

وقد أوضح Heyn (١٩٣١) من تجاربه العديدة ان استعمال الأوكسينات سبب زيادة فى لين جدر الخلايا المعاملة عن نظائرها التى لم تعامل بالأوكسينات مما أدى إلى قلة الضغط الجدارى للخلايا المعاملة فزاد تمددها وانفرادها عند امتصاصها للماء .

٢ — تكوين الثمار اللابذرية :

أوضحت تجارب كثير من الباحثين وجود علاقة وثيقة بين الأوكسينات وتكوين الثمار ونموها . فقد وجد Gustafson (١٩٣٦ — ١٩٣٩) أن ثمار الصيف تحتوى دائماً على كمية من الأوكسينات أكبر من التى تحتويها ثمار الشتاء والربيع . وأن البويضات فى جميع الثمار تحتوى على كمية من الأوكسينات تفوق ما يحتويه أى جزء آخر من أجزاء النبات . وأوضح Dollfus أن البويضات والبذور هى أكثر المراكز انتاجا للأوكسينات أثناء نمو وتكوين الثمار كما أوضح Thimann (١٩٣٤) وغيره احتواء حبوب اللقاح على قدر من الأوكسينات .

ويرى Gustafson (١٩٣٨) أن نمو الثمار إنما يحدث نتيجة لعمليتى التلقيح والأخصاب ، وذلك لأن الأنبوبة اللقاحية تمد المبيض بقدر كاف من الأوكسينات ليبدأ نموه وتحوله إلى ثمرة، وأن استمرار المبيض (ثمرة المستقبل) فى النمو والتضخم إنما يعزى إلى الامدادات التى يتلقاها من الأوكسينات التى تنتجمن البويضات والبذور ففى إحدى التجارب أزيلت البويضات من المبيض فأدى ذلك إلى ايقاف نمو المبيض وتحوله الى ثمرة . ولكنه عند امداده امداداً صناعياً بالأوكسينات فإن المبيض أخذ فى النمو والتحول .

أما فيما يختص بالثمار اللابذرية التى تتكون بطبيعتها ـ كالبرتقال أبو سرة والعنب .

البناتى والموز – فإن Gustafson (١٩٣٩) يفترض احتواء مبايضها بطبيعتها على قدر من الأوكسينات كاف ليبدأ المبيض فى النمو والتحول إلى ثمرة بدون الحاجة إلى امدادات يتلقاها من الأنبوبة اللقاحية. والأوكسين فى هذه الحالة إما أن ينتج من المبيض نفسه أو ينقل اليه من الأوراق .

ولكى يدلل Gustafson على صحة افتراضه ، فإنه قام بمقارنة المحتوى الأوكسينى للمبايض وهى فى طور البراعم الزهرية لنباتات تنتج ثماراً لا بذريةوأخرى تحتاج إلى عملية التلقيح والإخصاب لتنتج ثمارها.ولاحظ أنه فى جميع الحالات احتوت مبايض النباتات التى تنتج ثماراً لا بذرية على قدر من الأوكسينات أكبر من الأخرى . ولكن عندما بلغ عمر الثمار من ٢ — ٤ أسابيع، زاد المحتوى الأوكسينى فى المبايض البذرية عنه فى المبايض اللابذرية كما هو ظاهر فى الجدول التالى :

حالة المبيض	ثمار لا بذرية	ثمار بذرية
برعم زهرى	١,١٦ ملليجرام	٠,٥٨ ملليجرام
ثمرة عمرها اسبوعان	١,٠٦ »	١,٣٥ »
ثمرة عمرها ٤ اسابيع	٠,٦١ »	٠,٨١ »

المحتوى الاوكسينى للمبايض البذرية واللابذرية فى أعمار مختلفة مقدرة بالملليجرام من أندول حامض الخليك لكل كيلو جرام واحد من المبايض المستعملة

يتضح إذن مما سبق أن الأوكسينات تلعب دوراً هاما فى تكوين الثمار ونموها. وعلى ذلك فإن عملية التلقيح من الناحيةالفسيولوجية لا فائدة لها إلا فى امداد المبيض الصغير بكمية من الاوكسين تنشط نموه .

وقد نجح Gustafson فى انتاج ثمار لا بذريةعندما عامل مياسم الأزهار بأندول حامض الخليك (على هيئة محلول فى قطعة من القطن وضعت على ميسم الزهرة أو باستعمال دهن اللانولين مع اندول حامض الخليك على الميسم مباشرة) . وقد أمكن بهذه الطريقة انتاج ثمار خالية من البذور والفراغات الداخلية من الطماطم والشمام

والخيار والباذنجان والفلفل والقرع عند معاملتها بالهيترو أوكسين وأمثالها من مواد النمو . وكان شكل الثمار الناتجة طبيعياً ولو أنها كانت أقل قليلا فى الحجم من الثمار الأخرى .

٣ — تشجيع انقسام الخلية :

أوضح Snow (١٩٢٣) ، (١٩٣٥) بالتجربة تأثير الأوكسينات على نشاط الكامبيوم فعندما عامل طرف سويقة بادرة عباد الشمس عند فصل قمتها بأوكسين « ا » لاحظ زيادة فى سمكها نتيجة لنشاط الكامبيوم .

ومن أمثلة تأثير الاوكسينات فى انقسام الخلية تكوين العقد البكتيرية على جذور النباتات البقولية ـ كما سبق توضيحه ـ وتكوين الجذور على العقل الساقية .

وقد وجد أن الأورام المرضية التى تحدث للسيقان والجذور نتيجة لإصابتها ببعض الأمراض إنما يرجع إلى احتواء هذه الأعضاء المصابة على تركيزات عالية من الاوكسينات التى تسبب تضخم الخلايا وانقسامها .

٤ — تكوين الجذور على العقل الساقية والورقية :

قام Van der Lek (١٩٢٥) بدراسة علاقة تكوين الجذور على العقل بالعوامل الداخليةفى نباتات الصفصاف *Salix* والعنب *Vitis* وغيرها. وأوضح أن وجود البراعم النشطة فى هذه العقل يشجع تكوين الجذور بها،وأن تكوين الجذور يمتنع تماماً فى حالة كمون هذه البراعم أو إزالتها .

وقد أيدت أبحاث Went (١٩٢٩ — ١٩٣٤) ؟ Némec (١٩٣٤) النتائج السابقة ويتضح منها أن وجود البراعم على العقل لا تقصر أهميتها على امداد هذه العقل بالمادة التى تشجع تكوين الجذور فحسب ، بل لأن لها تأثيراً آخر لا يمكن تعويضه بتغيير المعاملة .

وأوضح Thimann & Went (١٩٣٤) أن تأثير مادة تكوين الجذور يشابه إلى درجة كبيرة ـ إن لم يكن يماثل ـ تأثير الاوكسين نفسه .

ومن المعروف أنه عند معاملة العقل الخشبية بمحلول مخفف من الأوكسين فإن ذلك يسبب تكوين الجذور بها ونموها نمواً تاماً . فإذا عوملت الأطراف السفلى فقط بهذه المادة فإن الجذور لا تتكون إلا عليها . ولكن اذا عوملت الأطراف العليا للعقل فإن الجذور تتكون على جميع أجزائها .

وعندما عامل Cooper (١٩٢٥) عقل الليمون بالأوكسين فى أطرافها السفلى وأزال ١ سم من هذه الأطراف المعاملة فى بعض العقل ثم عاملها بالأوكسين ثانية لم تتكون عليها الجذور ، بينما تكونت الجذور على العقل الأخرى التى لم تزل أطرافها السفلى . وتظهر هذه التجربة أن هناك عامل داخلى يتحرك إلى القاعدة عند معاملتها بالأوكسين ويتراكم فيها . فعند إزالة هذا الجزء القاعدى من العقلة فإن هذا العامل الداخلى يزال مع الجزء المزال وبالتالى لا تتكون الجذور على مثل هذه العقل .

وليس ضرورياً أن تسبب معاملة العقل بالأوكسين تكوين الجذور عليها ، إذ أن بعضها لا يستجيب لهذه المعاملة . فقد لوحظ نجاح تكوين الجذور فى بعض أنواع العقل إذا عوملت بمحلول سكرى عقب معاملتها بالأوكسين مباشرة .

وهناك بعض مواد لها تاثير كبير على تكوين الجذور ومن أمثلتها تلك المادة التى توجد فى مستخلص الخميرة والتى تسمى « Bios » . ويبدو أن هذه المادة تتكون من ثلاثة مواد على الأقل ، أهمها ما هو معروف باسم « Biotin » . وهذه المواد تساعد على تكوين الجذور إذا عوملت الأجزاء القاعدية من العقل بها .

ويجب ألا يغيب عن البال ـ بالإضافة إلى العوامل السابقة ـ أهمية العوامل الأخرى فى نجاح تكوين الجذور على العقل أهمها : موعد تجهيز العقلة ودرجة الحرارة المناسبة لنموها ووفرة الرطوبة حول قاعدتها دون الإخلال بتهويتها .

وإذا احتوت العقلة على قدر كاف من الأوكسين ومع ذلك لم تتكون بها الجذور عند زراعتها ، فلا بد أن يكون هناك عامل أو أكثر من عامل غير متوفر وعلى ذلك يقوم هذا العامل الغير متوفر بدور العامل المحدد لتكوين الجذور ولا بد من توفيره بعد

البحث عنه ومعرفته . هذا وقد يكون للأنزيمات التي توجد على سطح العقلة المقطوع تأثير مثبط على الأوكسين المضاف .

٥ — وقف استطالة السيقان والجذور :

سبق أن أوضحنا أن وقف استطالة الأعضاء النباتية يحدث نتيجةمعاملتها بتركيزات من الأوكسينات أعلا من التركيزات التي تسبب استطالتها . وقد أوضحت تجارب Cholodny وقف استطالة الجذور عند معاملتها بتركيزات خاصة من الأوكسينات .

وفي عام (١٩٣٥) لاحظ Czaja أنه عند معاملة السويقة الجنينية لبادرات عباد الشمس بتركيزات معينة من الأوكسين المحضر من البول ، أدى ذلك إلى استطالة السويقات بنسبة ١٢٧ ٪ من سويقات البادرات التي لم تعامل (بادرات المقارنة) . ولكن عند زيادة تركيز الأوكسين إلى أربعة أمثال التركيز المستعمل أدى ذلك إلى استطالة السويقات بنسبة ١٩ ٪ من سويقات بادرات المقارنة .

وعندما عامل Dostal (١٩٣٦) فلقات البسلة بدهن اللانولين المحتوى على الأوكسين بنسبة تقل عن خمسة ملليجرامات من أندول حامض الخليك لكل جرام من اللانولين ، أدت هذه المعاملة إلى استطالة أعناق الأوراق ، ولكن هذه الاستطالة لم تحدث في أعناق أوراق النباتات التي عوملت فلقاتها بتركيزات أعلا من ذلك .

وثمة تجارب مشابهة أجراها Thimann & Sweeney (١٩٣٧) ، (١٩٣٨) على خلايا بشرة الأغلفة الورقية لبادرات الشوفان . فعندما عوملت خلايا بشرتها بتركيزات منخفضة من الأوكسينات ، سبب ذلك زيادة معدل الحركة الدائرية للبروتوبلازم ، بينما سببت تركيزات من الأوكسين تزيد عن عشرة ملليجرامات في اللتر ابطاء الحركة الدائرية .

٦ — وقف نمو البراعم الجانبية :

من الحقائق المعروفة أن البراعم الجانبية تظل ساكنة طالما بقي البرعم الطرفي للساق نامياً نمواً طبيعياً ، وأنه عند ازالة هذا البرعم الطرفي فإن أكثر هذه البراعم

الجانبية الساكنة تتنبه وتأخذ فى النمو . من ذلك نرى أن هذه البراعم الجانبية تحتفظ دائماً بقدرتها على النمو متى تهيأت لها الظروف ، ولكنها تبقى ساكنة طالما بقى البرعم الطرفى متصلا بالساق التى تحمل هذه البراعم الجانبية . وتعرف هذه الظاهرة بظاهرة « السيادة الطرفية » The apical dominance . وعندما ينمو البرعم الجانبى معطياً فرعا جانبياً ، فإن برعمه الطرفى يؤثر على البراعم الجانبية لنفس الفرع ويوقف نموها أيضاً ، وعلى ذلك فإنه من السهل التحكم فى شكل الشجرة متى أجرى تقليمها بطريقة مناسبة لإنتاج الأفرع الجانبية التى عليها ينبنى الشكل النهائى لها . هــــذا فيما يختص بأشجار الزينة ، أما الأشجار المثمرة فيراعى فى تقليمها تشجيع البراعم التى ستحمل النمو الثمرى الجديد . ولكل نوع من هذه الأشجار طريقة خاصة فى التقليم تتناسب وطريقة نموها . فليس الغرض إذن من التقليم إزالة النمو الزائد فحسب . بل أيضاً تنبيه نمو البراعم التى لو تركت الشجرة بدون تقليم لما نمت .

ويؤخذ من نتائج Thimann & Skoog (١٩٣٣) ، (١٩٣٤) أن البرعم الطرفى لنبات الفول هو أكثر المراكز انتاجاً للأوكسين ، وأن أكثر هذا الأوكسين المنتج إنما يرجع الى حمله للأوراق الصغيرة ، وأن البراعم الجانبية الساكنة لا تنتج الأوكسينات طالما بقيت ساكنة ، ولكنها تبدأ فى انتاجها بمجرد خروجها من طور السكون الى طور النمو . ويعزو هذان الباحثان سكون البراعم الجانبية الى الكميات الهائلة من الأوكسينات التى يفرزها البرعم الطرفى والتى تتحرك فى الاتجاه القاعدى فتمنع تكوين الأوكسينات من البراعم الجانبية . وقد أثبتا بالبرهان صحة هذا الرأى عندما أزيلت القمة النامية ووضع مكانها قطعة من الآجار تحتوى على الأوكسين فظلت البراعم الجانبية ساكنة تماما كما فى نباتات المقارنة التى لم تستأصل فيها البراعم الطرفية .

وقد وضعت عدة نظريات لتفسير سكون البراعم الجانبية ، ولكن يبدو أن هذه النظريات غير مقنعة . وقد أعاد Thimann (١٩٣٩) النظر فيها ولفت الأنظار الى نقطة أهملها كثير من الباحثين وهى احتمال حدوث تلف للأوكسينات فى البراعم

الجانبية . فمن الجائز أن يكون سبب سكون هذه البراعم هو قدرتها على احداث التلف للأوكسينات التى تفرزها هذه البراعم أو التى تأتى اليها من البرعم الطرفى . فعند إزالة البرعم الطرفى فإن إمداد البراعم الجانبية بالأوكسينات يمنع مؤقتاً وبالتالى يمتنع تأثير إتلاف الأوكسينات . ولكن سرعان ما تتنبه البراعم الجانبية العليا لوجود أوراق صغيرة نشطة بجوارها تمدها ببعض الأوكسينات التى تنتجها فتتنبه وتأخذ فى النمو وإنتاج مزيد من الأوكسينات التى تتحرك بدورها إلى أسفل وتمنع نمو البراعم الجانبية الأخرى بنفس الطريقة .

٧ — مقاومة الحشائش :

منذ عام (١٩٤٤) حدث تطور كبير فى استخدام المستحضرات الأوكسينية الصناعية — خصوصاً المركب المعروف باسم 2, 4- dichlorophenoxy acetic acid أو (2, 4-D) فى إبادة الحشائش . وقد نشرت كثير من الأبحاث عن هذه المادة وطرق استخدامها وتأثيراتها الفسيولوجية على النباتات المعاملة بها ، ولا يزال البحث فيها مستمراً حتى الآن . وتختلف مبيدات الحشائش الهرمونية عن المبيدات الأخرى الكيماوية فى نواح كثيرة .

وقد استعمل فى الماضى كثير من هذه المبيدات الكيماوية (مثل كبريتات الحديدوز وحامض الكبريتيك وكلورات الصوديوم وكبريمات الأمونيوم ومستحضرات الزرنيخ المختلفة) كما استخدمت المستحضرات الزيتية ذات التأثيرات الفعالة (مثل بعض منتجات التقطير الجزئى لزيت البترول) واستعملت أيضاً مستحضرات الدينترو « Dinitro » مثل المركب المعروف تحت اسم (Sodium dinitro - o - cresylate) . أما تأثيرات هذه المركبات الكيماوية على إبادة الحشائش فراجع إلى تسميمها المباشر للخلايا التى تمسها . وتسبب كثير من هذه المبيدات الكيماوية إبادة جميع المزروعات بينما يبيد البعض الآخر الحشائش الضارة وتبقى المحاصيل الرئيسية بدون ضرر تقريباً كما يحدث عند رش حقول الشوفان للتخلص من عشب الخردل (عشب من العائلة الصليبية ينمو مع المحاصيل الشتوية) بمحلول مخفف من حامض الكبريتيك . وقد

يعزى عدم إبادة نباتات الشوفان عند معاملتها بهذه المادة إما الى قلة نفاذية كيوتين خلايا بشرة أوراقها لحامض الكبريتيك أو الى عدم قابلية الاوراق للابتلال بالحامض. وتعزى مقاومة بعض المحاصيل كالجزر وبعض نباتات العائلة الخيمية – عند رشها بالمحاليل الزيتية الخفيفة المحتوية على نسبة بين ١٢ — ١٥٪ من المواد العطرية السامة إلى مقاومة البروتوبلازم .

أما فى حالة استعمال المبيدات الهرمونية ، فإنه بالإضافة إلى تأثيرها السام المباشر عند استعمالها بتركيزات عالية ، فإنها ذات تأثير فعال فى قتل الحشائش عند استعمالها بتركيزات لا تسبب تلف الخلايا عند ملامستها . ويبدو أن تأثيرها غير مباشر فى قتل الحشائش لأنها تسبب استهلاك الغذاء المختزن بها نتيجة لزيادة معدل تنفس النباتات المعاملة زيادة كبيرة ، علاوة على تأثيرها فى سرعة استطالة خلايا برانشيمة القشرة للسيقان والجذور والأوراق ، كما تسبب وقف عملية الانتقال من الأوراق ، وتمزق خلايا اللحاء نتيجة لتكون خلايا برانشيمية كثيرة فى منطقة اللحاء ، وأخيراً تمنع تكوين البراعم . وتسرى المادة الهرمونية التى رشت بها النباتات إلى جميع أجزائه محدثة هذه التغيرات السابق ذكرها مما يؤدى حتما الى موت النبات بأكمله . ولهذه المبيدات الهرمونية تأثيرات متباينة على النباتات المختلفة . فبينما لا تكاد تؤثر فى حشائش المراعى (Grasses) نجد أنها تفتك بالنباتات ذات الاوراق العريضة .



الباب الرابع عشر

الحركة والاحساس فى النبات

Irritability and Plant Movement

اعتبر الإحساس فى العصور السابقة حداً فاصلا ومميزاً للحيوان عن النبات . إلا أنه قد ثبت بوجه عام قدرة النبات على الاجابة (Response) إذا أثر عليه مؤثر (Stimulus) . ويعبر عن حساسية البروتوبلازم وقدرته على الاستجابة للمؤثرات بالإحساس (Irritability) .

وأكثر ما تكون الحركة وضوحا فى النباتات الأولية كالبكتريا المتحركة وبعض أنواع الطحالب مثل طحلب الكلاميدوموناس Clamydomonas .

ويختلف الإحساس والحركة فى النبات عنه فى الحيوان . ومعروف أن للحيوان جهازاً عصبياً يقوم بنقل التأثير أو التنبيه الى مركز الأعصاب التى ترسل بدورها ـ عن طريق الأعصاب ـ الرد أو الإجابة على هذا المؤثر . ولا تستغرق المدة بين التأثير والإجابة أكثر من جزء من الثانية . أما فى النبات فالأمر يختلف عن ذلك كل الاختلاف لخلو أنسجة النبات من الأعصاب التى تقوم بنقل التأثيرات إلى مراكزها إلا أنها مع ذلك تستجيب للمؤثرات الخارجية كالضوء مثلا ولكن ببطء شديد وبعد فترة طويلة من الزمن .

ومن أمثلة الحركة فى النبات تفتح الأزهار فى الضوء وقفلها فى الظلام ، ونعاس الأوراق ليلا (كما فى أوراق الترمس حيث تنضم الوريقات على بعضها بالليل) وانفرادها نهاراً ، وتحرك نورات عباد الشمس لتظل متعامدة مع أشعة الشمس طول النهار ، وذبول وتهدل أوراق المستحية *Mimosa* عند لمسها ، وكذلك حركة أوراق نباتات آكلة الحشرات عندما تلامسها حشرة أو مادة بروتينية .

وتنقسم الحركة فى النبات إلى الأقسام الآتية :

١ — حركة ذاتية Autonomic وهى التى تصدر من النبات نتيجة لنموه كامتداد الريزومات Rhizomes والسوق الجارية Runners تحت سطح الأرض أو فوقها . ويجب ملاحظة أنه ليس للمؤثرات الخارجية دخل فى هذا النوع من الحركة .

٢ — حركة تأثيرية Paratonic وهى التى تصدر من النبات نتيجة لمؤثر خارجى. وينقسم هذا النوع من الحركة إلى قسمين :

ا — حركة تأثيرية تصدر نتيجة لتركيب خاص فى النبات Nastic movement مثل نعاس الأوراق وحركة أوراق النباتات آكلة الحشرات وغيرها .

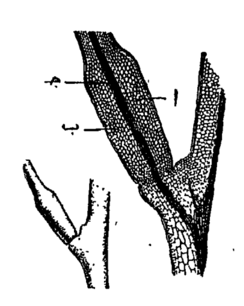
ب — حركة تأثيرية تصدر نتيجة لتأثير المؤثر الخارجى وتسمى بالحركة الاتجاهية Tropic movement ومن أمثلتها الاتجاهات كالاتجاه الأرضى والاتجاه الضوئى والاتجاه المائى .

الحركة التى تصدر نتيجة لتركيب خاص فى النبات Nastic movement

عندما تلامس حشرة شعيرات ورقة نبات آكل الحشرات (الدروزيرا Drosera) فإنه تصدر حركة تأثيرية تكون نتيجتها انطباق الشعيرات على الحشرة التى تقوم بإفراز بعض الأنزيمات التى تحلل جسم الحشرة إلى مواد أزوتية بسيطة يقوم النبات بامتصاصها .

وللحرارة والضوء ـ كل على حدة ـ تأثير على هذا النوع من الحركة . فمثلا تنفتح أزهار الزعفران Crocus والتيوليب Tulip فى درجة ثابتة من الحرارة عند إضاءتها وتقفل عند إظلامها . كما أنه عند حفظها فى درجة ثابتة من الإضاءة تنفتح الأزهار فى الهواء الدافىء وتقفل فى الهواء البارد . ويعزى تفتح الأزهار إلى زيادة تمدد السطح العلوى للبتلات عن السطح السفلى ويحدث العكس عند قفلها .

ومن أوضح أنواع الحركة التأثيرية ما يشاهد فى نبات المستحية Mimosa (النبات



(شكل ٥٥)
وسادة ورقة المستحية
ا — السطح العلوى للوسادة
ب — السطح السفلى
ج — الحزمة الوعائية

الحساس Sensitive plant) كنتيجة للتأثير اللمسى أو الجرحى حيث ترتخى وريقاتها الطرفيه عند ملامستها ثم لا تلبث أن تسرى موجة من الارتخاء حتى تعم جميع وريقات الورقة الواحدة مبتدئة من الوريقات القمية إلى القاعدية . وتعزى هذه الظاهرة إلى التركب الخاص لوسادات الأوراق Pulvini ، حيث تكون الخلايا البرانشيمية فى الجزء السفلى من الوسادة أرق جدراً من مثيلاتها فى الجانب العلوى للوسادة ، كما تتميز بمسافاتها البينية الواسعة وبوجود حزمة وعائية مركزية فى كل وسادة . فعند ملامسة النبات فإن الماء المسبب لامتلاء خلايا الجزء السفلى للوسادة ينتقل إلى المسافات البينية فتفقد خلايا هذا الجانب امتلاءها فترتخى خلاياه ويتغير شكل الوسادة الورقية مما يؤدى إلى ارتخاء الورقة (شكل ٥٥) .

الحركات الانتحائية (الانتحاءات) Tropic movements tropisms

استعملت اصطلاحات خاصة لتبين نوع الحركات الانتحائية بالنسبة للمؤثر الخارجى ودرجة الاستجابة لهذا المؤثر . فمثلا أطلق « الانتحاء الأرضى » على الحركة نتيجة لتأثير الجاذبية الأرضية . و « الانتحاء الضوئى » نتيجة لتأثير الضوء . و « الانتحاء المائى » نتيجة لتأثير الماء .

الانتحاء الضوئى Phototropism

تميل السيقان والسويقات الجنينية وبعض الأعضاء النباتية إلى النمو ناحية الضوء متجهة اتجاهاً ضوئياً موجبا . وعلى العكس تميل الجذور إلى النمو بعيدة عن الضوء متجهة اتجاهاً ضوئيا سالبا . ويحدث الانتحاء الضوئى الموجب نتيجة لوقف نمو

الجانب المضاء وزيادة نمو الجانب المظلم من العضو النباتى . ولقد أدت الأبحاث التى أجريت على الانتحاء الضوئى إلى معرفة الكثير عن الأوكسينات .



(شكل ٥٦)

رسم تخطيطى لبادرة مبينا أثر الإضاءة الجانبية فى الانتحاء الضوئى (الموجب فى الساق والسالب فى الجذر)

وأول الأبحاث التى أجريت فى هذا الصدد هى أبحاث Blaauw (١٩٠٩) حيث لاحظ انحراف بادرات الشوفان (الغير مضاءة Etulated) نحو مصدر من الضوء قوته ١٧٠٠٠, . شمعة . وقد فسر ذلك الانحراف بعدم تكافؤ النمو على جانبى البادرة المظلم والمضاء . وفى عام (١٩١٠) أوضح Boysen-Jensen أن الإضاءة الجانبية تسبب انتقال مادة النمو وتراكمها على الجانب المظلم .وقد أيدت تجارب Went (١٩٢٨) نفس النتائج السابقة وأثبت عدم تساوى توزيع مادة النمو على جانبى البادرة المضاءة إضاءة جانبية مما يؤدى إلى زيادة استطالة خلايا الجانب المظلم فتنحرف السويقة إلى جهة الضوء (شكل ٥٦) وقد أضاف Van Overbeek (١٩٣٣) إلى هذا التعليل أن انحراف السويقة إلى جهة الضوء إنما يسببه عاملان : الأول زيادة تركيز الأوكسين على الجانب المظلم والثانى شدة حساسية هذا الجانب للأوكسين .

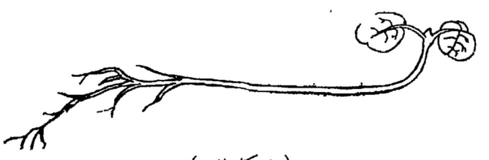
وهناك عوامل كثيرة تؤثر على الانتحاء الضوئى . ومن بين هذه العوامل الطاقة الضوئية المستعملة عند إضاءة النباتات إضاءة جانبية . وتتوقف كمية الطاقة الضوئية بدورها على عاملين هما : شدتها ومدتها . فعند إضاءة إحدى البادرات إضاءة جانبية مختلفة الشدة وعلى فترات تختلف فى مدتها . فإنه يمكن إحداث انتحاء ضوئى بدرجة معينة عند استعمال قدر معين من الطاقة الضوئية . فمثلا تنحنى سويقة بادرة الشوفان

عند تعريضها لمدة ٢٥ ثانية لضوء قدره شمعة واحدة بنفس القدر الذى تنحنى به السويقة عند تعريضها لضوء قوته ٢٥٠٠٠ شمعة لمدة $\frac{١}{١٠٠٠}$ من الثانية .

ولا بد لكى يؤثر الضوء تأثيره الضوئى الكيماوى أن يسبق ذلك امتصاصه بواسطة بعض الأصباغ النباتية . وحيث أن الاوكسينات المعروفة حتى الآن مواد غير ملونة . فإنها لا تمتص الضوء المرئى الذى يسبب الانتحاء . وقد أثبت كثير من الباحثين أن الضوء الازرق هو أكثر ألوان الطيف تأثيراً على الانتحاء الضوئى ، وقد وجد أن الاغلفة الورقية لبادرات الشوفان تحتوى على صبغتين تمتصان الضوء الازرقُ بدرجة كبيرة مما دعى إلى الظن بأنها هى التى تقوم بامتصاص هذا اللون من الطيف فيحدث الانتحاء الضوئى. هاتان الصبغتان هما الكاروتينات والفلافوبروتينات Flavoproteins . والمعتقد أن الكاروتينات ليس لها أى دخل فى إحداث الانتحاء الضوئى بدليل استجابة البادرات الخالية منها لتأثير الضوء وأن الاستجابة إنما ترجع إلى احتواء جميع البادرات بوجه عام على مادة الفلافوبروتينات والتى توجد بصفة خاصة فى الاغلفة الورقية للشوفان .

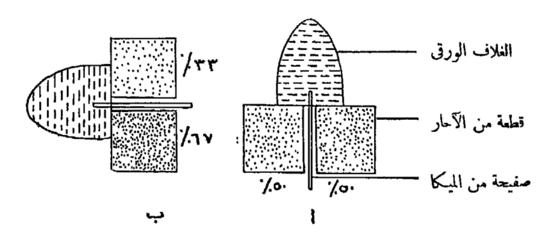
الانتحاء الأرضى Geotropism

إذا وضعت بادرة نامية فى وضع أفقى مواز لسطح الأرض فإن الجزء السفلى لمنطقة النمو فى السويقة ينمو بدرجة أكبر من الجزء العلوى لها فتنحنى منطقة النمو فى السويقة إلى أعلا ، بينما يحدث العكس فى جذير البادرة الذى ينمو سطحه العلوى بمعدل أكبر من سطحه السفلى فينحنى طرفه النامى إلى أسفل. (شكل ٥٧) وعلى ذلك فإن السويقات والسيقان ذات انتحاء أرضى سالب بينما يكون فى الجذور موجبا .



(شكل ٥٧)
الانتحاء الارضى (موجب فى الجذر وسالب فى الساق)

وقد أوضحت تجارب Herman Dolk (١٩٢٩ — ١٩٣٦) أن سبب الاتجاه الأرضي - كالاتجاه الضوئي - إنما يرجع إلى عدم تساوي توزيع الأوكسينات على جانبي البادرات . فقد قام باستخلاص وتقدير الأوكسين من الأغلفة الورقية للشوفان عندما كانت في الوضع الرأسي والوضع الأفقي ودلت تجاربه على تساوي كمية الاوكسين المستخلصة في الحالتين . إلا أن توزيعها على جانبي الغلاف الورقي اختلف اختلافا كبيراً . فبينما احتوى نصفي الغلاف في الوضع الرأسي على كميتين متساويتين من الاوكسين (٥٠ ٪ ، ٥٠ ٪) ، احتوى النصف العلوي منها على ٣٣ ٪ بينما احتوى النصف السفلي على ٦٧ ٪ من الاوكسين عندما كان الغلاف في الوضع الأفقي . أي أن ثلثي الاوكسين تراكم على النصف السفلي ولم يترك في العلوي إلا الثلث (شكل ٥٨) وكما في حالة الاتجاه الضوئي ، فإن عدم تساوي توزيع الاوكسين يسبب عدم تساوي نمو جانبي الغلاف الورقي وهذا يؤدي إلى الانحراف في الاجزاء النامية .



(شكل ٥٨) تركيز الاوكسين في نصفي الغلاف الورقي
عندما يكون في الوضع الرأسي (ا) والوضع الأفقي (ب)

وحيث أن استجابة الجذور لتركيزات عالية من الاوكسين تخالف استجابة السويقات لنفس التركيز ، وقد سبق أن أوضحنا أن تركيز الاوكسين الذي يسبب زيادة نمو السويقات والسيقان يعطل من نمو الجذور ، وعلى ذلك فعند وضع الجذر في وضع أفقي فإن بعض الاوكسين ينتقل من الجانب العلوي إلى الجانب السفلي فيزداد تركيزه في هذا الجانب - تماما كما في السويقات والسيقان . وحيث أن نمو الجذر يتعطل بالتركيزات

العالية من الاوكسين ، فإن الجانب العلوى المحتوى على تركيز منخفض من الاوكسين ينمو بمعدل أسرع من الجانب السفلى المحتوى على تركيز عال منه وينتج عن ذلك انتحاء الجذر انتحاءاً أرضياً موجباً .

أما إذا وضعت البادرة على قرص كلينوستات دائر بحيث تبقى البادرة فى وضع مواز لسطح الارض أثناء دورانه ، فإن شكل البادرة لا يتغير فلا تميل الريشة إلى أعلا ولا يميل الجذير إلى أسفل وذلك لتساوى توزيع الاوكسينات على أجزاء البادرة المختلفة .

الانتحاء المائى Hydrotropism

يقصد بالانتحاء المائى تحرك واتجاه الجذور نحو مناطق التربة الاكثر تشبعا بالماء ويمكن إثبات ذلك بالتجربة الآتية :

إذا أحضر أصيص كبير وملىء بنشارة الخشب المبللة بالماء ثم وضع فى وسط الاصيص الكبير أصيص آخر صغير مسدود القاع ومملوء بالماء . وزرعت بعض بذور الفول فى نشارة الخشب المبللة بالماء وتركت لتنبت مدة من الزمن . ثم منع إمداد نشارة الخشب بالماء . تلاحظ أن المجموع الجذرى للبادرات المنزرعة يتجه نحو الاصيص الصغير المملوء بالماء ويحيط به من كل ناحية .



المراجـــع

Barton - Wright, E. C. :
Recent Advances in Plant Physiology. 1933
General Plant Physiology. 1940
Bonner, J. and Galston, A. W. :
Principles of Plant Physiology. 1950
Boysen - Jensen, P. :
Growth Hormones in Plants. 1936
Curtis, O. F. :
The Translocation of Solutes in Plants. 1925
Curtis, O. F. and Clark, D. G. :
An Introduction to Plant Physiology. 1950
Dixon, H. H. :
Transpiration and the Ascent of Sap in Plants. 1914
The Transpiration Stream. 1924
Finter, F. B. :
An Introduction to Physical Chemistry. 1926
Haas, P. and Hill, T. G. :
An Introduction to the Chemistry of Plant Products. 1921,1922
Harvey, R. B. :
Plant Physiological Chemistry. 1929
Hatschek, E. :
An Introduction to the Physics and Chemistry of Colloids. 1925
James, W. O. :
An Introduction to Plant Physiology. 1943
Loomis, W. E. and Shull, C. A. :
Methods of Plant Physiology. 1937
Maximov, N. A. :
The Plant in Relation to Water. 1920
Miller, E. C:
Plant Physiology. 1938
Onslow, M. W.:
The Principles ot Plant Biochemistry. 1931
Practical Plant Biochemistry. 1931

Osterhout, W. J. V. :
Experiments With Plants. 1908
Injury, Recovery and death, in Relation to Conductivity and Permeability. 1922
Said, H. :
Fundamentals of Plant Physiology. 1955
Steele, C. C. :
Introduction to Plant Biochemistry. 1934
Stiles, W. :
Permeability. 1924
Photosynthesis. 1925
An Introduction to the Principles or Plant Physiology. 1950
Stiles, W. and Leach, W. :
Respiration in Plants. 1932
Sumner , J. B. and Somer, G. F. :
Chemistry and Methods of Enzymes. 1947
Thomas, M. :
Plant Physiology. 1947
Went, F. and Thimann, K. V. :
Phytohormones. 1937
Willstatter, R. and Stoll, A.
Investigation on Chlorophyll. 1928

تصحيح الأخطاء

الصفحة	السطر	الخطأ	الصواب
٢٤	٢١	permbeale	permeable
١٤٦	١٢	*Chloeell*	*Chlorella*
١٥٩	١٢	فوسفاث	فوسفات
١٩٥	٣	٦د $_٢$ ا ←	٦ ا $_٢$ ←